


Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt
in Wort und Bild.

Dritter Band.

Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

105., 106., 107. u. 108. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1909.



noch auf dem ursprünglichen Standpunkt und sind immer getrennt geblieben, oder sie haben sich, wie die der Testacellen und des *Philomycus* mit dem Columellaris verbunden und sind erst durch dessen nachträglichen Zerfall wieder getrennt worden. Die Entscheidung läßt sich bisher noch nicht überall treffen.

Andere Verbindungen zwischen Schale und Tier.

Zum Unterschied von den Vorderkiemern zeichnen sich die Lungenschnecken durch die viel schärfere Herausbildung des Spindelmuskels als der einzigen Verbindung zwischen Schale und Integument aus. Doch fehlt es auch hier nicht ganz an Abweichungen. Wahrscheinlich wird man deren drei anzunehmen haben.

1. Es ist wohl sicher, daß bei den Auriculiden, deren innere Schalenteile resorbiert sind, zwischen Haut und Haus sich sekundäre Haftstellen herausbilden, unter neuer Gruppierung der Muskelbündel des Hautmuskelschlauches, ähnlich wie bei *Neritina.* Doch fehlt es darüber an Untersuchungen.

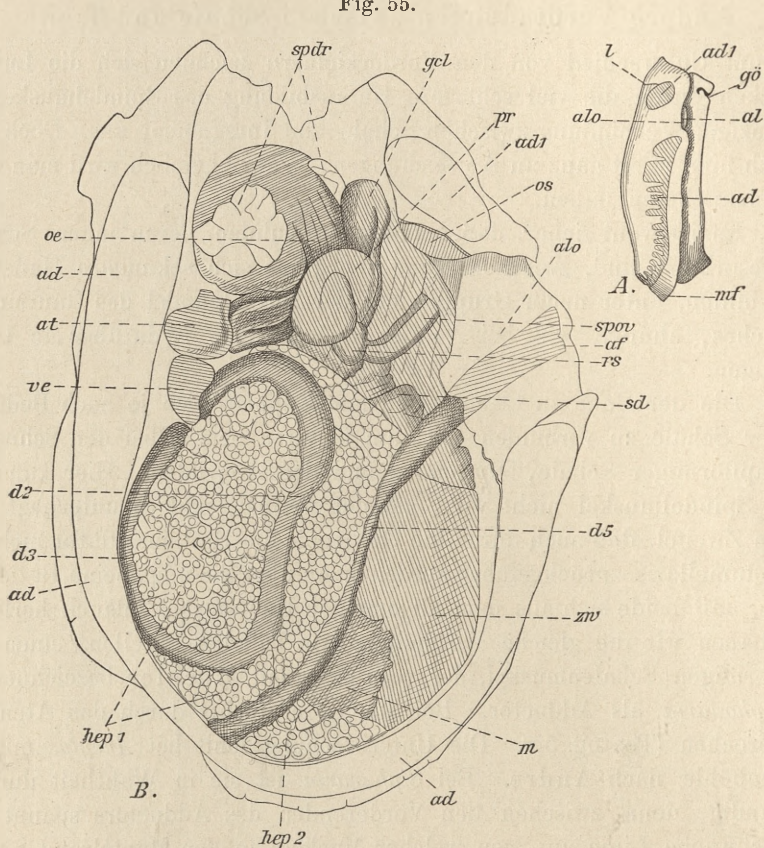
2. Die der Haut zu Gebote stehende Freiheit, sich je nach Bedürfnis mit der Schale zu verbinden, tritt am klarsten hervor bei den Schnecken mit napfförmiger Schale, *Siphonaria* und den Ancyliden. Hier kann von einem Spindelmuskel nicht wohl geredet werden, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß auch durch die Ontogenie die Haftmuskulatur nicht auf den Columellaris zurückgeführt werden kann über die allgemeine Beziehung hinaus, daß beide sich aus dem allgemeinen Hautmuskelschlauch herleiten. Hier haben wir die gleiche Verbindung wie bei den Patellen, einen hufeisenförmigen Schalenmuskel, der vorn offen ist. Koehler bezeichnet ihn bei *Siphonaria* als Adductor. Bei ihr ist er rechts durch das Atemloch unterbrochen (Textfig. 55). Die Unterbrechung fehlt bei *Ancylus* mit der Lungenhöhle nach André. Bei *Siphonaria* ist sie in Wahrheit nur unvollständig, denn zwischen den Vorderenden des Adductors spannt sich eine schwache Linie aus, von welcher Muskeln in den Mantelrand und in die Kopfhaut ausstrahlen. Ähnlich ist es über dem Pneumostom. Der starke Hufeisenmuskel, dessen nach unten gerichtete Elemente die Grundlage des Hautmuskelschlauches ausmachen, werden durch radiär angeordnete Streifen in einzelne Bündel zerlegt, ähnlich wie bei den Patellen. Die Streifen bedeuten andere Muskeln, welche von der Schale ins Diaphragma ziehen, sich dort verflechten und vermutlich die Verengerung des Atemraums besorgen. Ihnen gesellen sich jedoch Elemente vom eigentlichen Adductor selbst bei.

3. Man wird kaum irren, wenn man der *Thyrophorella* außer dem Ursprung des Spindelmuskels noch eine zweite Verbindung zuspricht zwischen Mantel und Schale, nämlich an dem beweglichen Deckelstück (s. o.). Auch sie muß wohl muskulös sein und das Öffnen und Schließen, mindestens das letztere, besorgen.

Histologische Verbindung des Columellaris mit der Spindel.

Paravicini hat die Befestigung des Spindelmuskels untersucht (1125). Da, wo der aus glatten Fasern aufgebaute Muskel sich an der Schale inseriert, findet sich reichliches Bindegewebe, dazu eine Schicht Cylinder-

Fig. 55.



Siphonaria pectinata. A nach Entfernung der Schale von rechts. Vergr. 3 : 1. *B* nach Wegnahme der Atemhöhle. *ad* Adductor, ad_1 dessen vor dem Atemloch gelegener Teil. *af* After. *al* Anallappen. *alo* Atemloch. *at* Herzvorkammer. d_2, d_3, d_5 Darmkanal. *gcl* Genitalkloake. *gö* Genitalöffnung. *hep1*, *hep2* linke und rechte Leber. *l* Ansatzlinie der Mantelfalte zwischen den Vorderenden des Adduktors. *m* Magen. *mf* Mantelfalte. *oe Oesophagus*, *os Osphradium*. *pr Prostata*. *rs Bursa copulatrix* (*Receptaculum*). *sd* Schleimdrüse. *spdr* Speicheldrüse. *spov* Spermoviduct. *ve* Herzkammer. *zw* Zwitterdrüse. Nach Koehler.

epithel und eine homogene Membran, die mit der Schalensubstanz fest verwachsen ist.

f) Der Mantel und die Schalenbildung.

Der Mantel setzt, soweit nicht Schalenlappen auf die Schale sich hinaufschlagen (s. o.), mit einer scharfen Kante ein, wo der Intestinalsack

beginnt. Er bildet den starken Wulst, den Allman als Scheibe oder disc bezeichnet, denn er liegt in der Tat mit den verschiedenen Nackenlappen nach dem Rückzug der Schnecke ins Haus ihr flach auf. Er hat mit der Schalenbildung zunächst nichts zu tun, nur mit dem Verschluß, wobei ich es dahingestellt sein ließ, ob es sich bloß um vorübergehende Deckel handelt, oder ob Teile davon in die Mündungsarmatur eintreten (s. o.).

1. Drüsen des Mantelwulstes.

Der Wulst pflegt besonders reich an Schleimdrüsen zu sein und bei den Formen, welche ein kalkiges Epiphragma bilden, auch an Kalkdrüsen. Sie stehen am dichtesten um das Pneumostom und liefern die kalkige Verdickung des „Fensters“ beim häutigen Deckel.

In der Literatur heißt es, z. B. bei Jacobi, daß mit den Kalk- auch Farbdrüsen sich finden. Doch dürfte die Abscheidung von Pigment überhaupt noch erst zu erweisen sein. Ebenso fehlt es an histologischen Untersuchungen der Schalenlappen. Daß Differenzen vorkommen, bezeugt zunächst *Zonites*. Bei ihm sind die Schleimdrüsen nur spärlich verteilt, wie in der ganzen Haut, wohin auch vermutlich die Cysten von *Hyalina* (s. o.) an Stelle von Schleimdrüsen zu rechnen sein dürften. Dafür stülpt sich ein besonderes Schleimorgan ein (s. u.). Bei *Paryphanta* beschreibt Beutler besondere kleine Drüsen, die indessen kaum aus dem Rahmen der gewöhnlichen Schleimdrüsen herausfallen. Ähnliche Organe, wie die Cysten von *Hyalina*, wohl auch den schlauchförmigen Drüsen der Ianelliden zu vergleichen, beschreibt Koehler vom Mantel der *Siphonaria* rundliche Säckchen, deren Epithel sich im Grunde unter allmählicher Zunahme etwas erhöht, ohne Ausbildung und Einsenkung einzelner Drüsenzellen. Sie sollen auch dem übrigen Körper, besonders dem Kopf, nicht fehlen. Hier liegen wohl allerlei Übergänge vor.

Die Schleimdrüse einiger Raublungenschnecken.

Strebel beschreibt von den Glandiniden *Glandina*, *Streptostyla* und *Strebelia*, Plate von *Daudebardia* je einen Schleimsack, der sich zwischen den Mantelfalten, in welche sich das Pneumostom zurückzieht (s. u.), neben dem After öffnet. Strebel war sich nicht klar, ob sich die Drüse, welche im Inneren Querwülste zeigt (Strebel III, Taf. V, Fig. 8; Taf. XXI, Fig. 2, *md*), frei nach außen öffnet oder zu dem Ureter Beziehung hat. Bei *Daudebardia* liegt die Mündung frei über dem Atemgang. Die Drüse ist bei *D. rufa* eine einfach sackförmige Einstülpung, auf deren Boden sich einige Falten erheben, so daß kleine Seitentaschen abgegliedert werden. Sie werden länger und tiefer bei *D. Saulzyi*, so daß das Organ sich aus mehreren Drüsenschläuchen zusammensetzt. Die Auskleidung besteht aus hohem, schmalen Cylinderepithel mit vacuolisiertem Cytoplasma, kleinem basalen Kern und zarter Cuticula. Die Öffnung liegt bei *D. Saulzyi* neben und über, bei *D. rufa* über und etwas hinter dem Pneumostom.

Gelbbraune Streifen, die mir bei unserer *Glandina algira* in der Umgebung des Pneumostoms auffielen, ergaben auf Schnitten keine besondere Struktur.

Der Schleimsack von *Zonites algirus*.

Neben dem Pneumostom liegt ein drüsiger Blindsack von Reiskorngröße, der, von van Beneden übersehen, von Erdl gezeichnet, von Sicard und namentlich von Nalepa genauer untersucht wurde. Der Ausführgang ist von niederem Epithel ausgekleidet, darum lagern sich in radiärer Anordnung mächtige Schleimdrüsenzellen. Bindesubstanz und andere Gewebselemente sind auf ein Minimum reduziert. Der Bau ist also wesentlich verschieden von dem der vorigen Gruppe.

Entsprechend dem Mangel eines Epiphragmas sind im Mantel auch die Kalkdrüsen nur spärlich entwickelt. Die Schalenöffnung ist während des Winterschlafs mit Sand und Erde verstopft, die vom Secret des Schleimsacks und der Fußdrüse zusammengehalten werden.

Man kann betonen, daß alle die Sondereinrichtungen am Mantelwulst sich bei Schnecken finden, deren Schale keine Mündungsarmatur besitzt.

2. Die Einrichtungen für die Schalenbildung.

Die Besonderheiten des Mantels, die mit der Schale zu tun haben, beginnen an den äußeren Grenzen des Wulstes, wo er in die Hülle des Intestinalsacks umbiegt, nämlich:

Die Mantelfurche und das Epithel dahinter.

Rings am Mantelsaum verläuft bei den Gehäuseschnecken eine ziemlich tiefe Furche, die bereits von Meckel gesehen und in jüngerer Zeit von Longe und Mer, dann von Moynier de Villepoix und endlich von Jacobi und Nalepa näher untersucht wurde. Die Rinne hat auf ihrem Grunde blindsackartige Ausstülpungen, die Jacobi als Schleimsäckchen bezeichnet. Auf sie gehen vermutlich, wie nebenbei bemerkt sein mag, die Schlauchdrüsen der Janelliden (s. o.) zurück.

Hinter der Rinne, also unter dem Ende der Schale, folgt eine schmale Zone, in der das Epithel zwar in der Fläche unverändert bleibt, aber eigentümlich drüsig umgewandelt und verlängert ist, worauf sich weiterhin gewöhnliches kubisches oder niedrig cylindrisches Epithel anschließt, als Hülle des Intestinalsacks.

Es sind also drei verschiedene Elemente zu unterscheiden:

1. die Mantelfurche, der „Sillon palléal“ der französischen Autoren,

2. die Zone des verlängerten Epithels, die „Bandelette palléale“ nach Moynier de Villepoix, das Drüsenpolster nach Biedermann,

3. das scheinbar gewöhnliche Epithel des Intestinalsacks.

Alle drei sind drüsiger Natur und scheiden die Schale aus nach Art einer Cuticula, wobei nur der Unterschied besteht, daß das Epithel beim

tieferen Rückzug der Schnecke unter der Cuticula hinweggleitet, um nachher wieder die normalen Beziehungen aufzunehmen. Unter Umständen kommt noch eine vierte Zone hinzu, welche das Schalenpigment liefert. Sie wäre hinter der zweiten einzuschalten. Es liegt nahe, die Dreiteilung mit der von Thiele aufgestellten Gliederung der Schale in Periostracum, Ostracum und Hypostracum in Zusammenhang zu bringen. Und es ist in diesem Sinne zweifellos, daß die untere Schicht von der ganzen Hülle des Intestinalsacks abgeschieden wird. Es erheben sich aber im übrigen nach den neueren Untersuchungen der Schale, namentlich von Biedermann, Bedenken in verschiedener Richtung, zunächst in Bezug selbst auf dieses Secret, das sich vielleicht nicht allein auf die untere Schicht beschränkt, sondern bis zu den oberen Lagen durchdringt. Damit hängt die Frage zusammen, ob überhaupt eine prinzipielle Scheidung zwischen Ostracum und Hypostracum bei der Pulmonatenschale, die der echten Perlmutterschicht in allen Fällen entbehrt, durchführbar ist (s. u.); endlich sind die Meinungen darüber geteilt, ob die Erzeugung des Periostracums, die vielfach allein den Namen der Cuticula trägt, nur von der Mantelrinne oder zugleich auch von der dahinter liegenden Drüsenzone besorgt wird, oder ob diese Zone lediglich die Bestandteile der äußeren Kalklagen liefert. Wahrscheinlich laufen die Dinge hier durcheinander. Die ursprüngliche Anlage dürfte, wenn wir von den Soleoliferen zunächst noch absehen, die sein, daß das Periostracum mit seinem freien Rande in der Mantelfurche liegt, also von dieser gebildet wird. So wird es übereinstimmend von den Autoren beschrieben, sobald sie von einem älteren Embryo ausgehen, den sie dem Ei entnommen haben. Die Zweifel beginnen bei der Untersuchung der freilebenden jungen Schnecke, und wahrscheinlich ändern sich hier in der Tat die Verhältnisse. Bei ihr sieht man nie mehr den Umschlag des freien Schalenrandes; vielmehr läuft die Schale glatt in ihrer Ebene aus, und wenn die Schnecke sich mit Schleim an einer Unterlage, etwa an der Rinde eines Raums, befestigt, dann bildet der getrocknete Schleim die unmittelbare Fortsetzung des Schalenrandes, und es erscheint zunächst ausgeschlossen, daß der Schalenrand je wieder in die Mantelrinne, die mit der Fläche des Intestinalsacks einen Winkel bildet, zurückkehrt (s. u.). Daher leugnet z. B. Jacobi diese Beziehung überhaupt. Die Lösung der Schwierigkeit liegt wohl darin, daß die Schnecke nur am Gehäuse baut, solange sie bei voller Tätigkeit in feuchter Luft ganz ausgestreckt ist, so daß der Mantelwulst noch über das junge Peristom hinwegquillt.

Man kann aber ganz allgemein die Frage aufwerfen, ob nicht das Hereinziehen des Schalensaumes in die Rinne und damit zugleich die Bildung der Rinne erst eine sekundäre Erwerbung des Embryos sei. Man wird zu dieser Anschauung gedrängt durch die Betrachtung der Soleoliferen; denn weder das flache Schalenplättchen des Vaginulidenembryos nach der Darstellung der Sarasins noch das später abgeworfene Mützchen von *Oncidium,* wie es Joyeux-Laffuie abbildet, zeigt die Beziehung zur Rinne.

Die erste Schale war wohl ein Conchinplättchen, das den Rücken bedeckte. Vermutlich quoll dann an seinem Rande der Körper ein wenig darüber hinaus, so daß dieser Rand in einen Falz zu liegen kam, wie wir es bei den Embryonen der Lissopoden finden. Er schließt den Schalenrand ein, solange er mit dem Körperepithel in derselben unmittelbaren Berührung bleibt, d. h. eben bei den Embryonen der beschalten und bei den Nacktschnecken während des ganzen Lebens. Das Verhältnis wird gelöst, sobald sich bei den beschalten Formen die Schnecke tiefer ins Haus zurückzieht, was während des Embryonallebens ausgeschlossen ist. Aus diesem Grunde halte ich es für das richtige, zunächst die Nacktschnecken zu besprechen.

Schale der Nacktschnecken.

Das schalenbildende Epithel der Nacktschnecken.

Auf dem Boden der Schalentasche unserer gemeinen Nacktschnecken, die fast allein genauer auf den Punkt hin untersucht sind, findet sich eine feine Linie, welche dem vorderen und seitlichen Umfang des Schalenplättchens entspricht. Bei *Limax* läßt sie die Seiten des Bodens frei, bei *Arion* reicht sie nach Deschamps quer herüber und fällt mit der Linie zusammen, wo der Boden mit der Decke sich verbindet. Daß bei *Paralimax* ein besonders großer Teil des Bodens von der Schale nicht bedeckt wird, wurde oben bemerkt. Die Linie bedeutet eine Rinne, die dadurch zustande kommt, daß der Boden sich ein wenig erhebt und nach außen vorwölbt. In dieser Rinne, die der Mantelfurche der beschalten Formen entspricht, liegt der umgeschlagene Rand des Periostracums, der darin bisweilen, wie bei *Parmarion* (s. o.), ziemlich fest haftet. Der vorspringende Rand des Bodens trägt ein hohes Cylinderepithel, das nach außen wie nach innen in gewöhnliches, niedriges Epithel übergeht (X, 2). Solches kommt also dem ganzen inneren Schalen- oder Mantelfelde zu. In den Figuren, die Rolle giebt, ist es fein längsgestreift, wodurch die Secretbahnen angedeutet werden. Die Decke der Schalentasche trägt ein abgeflachtes, bisweilen unkenntlich gewordene Epithel; es hat an der Schalenbildung keinen Anteil.

Bau und Bildung der Nacktschneckenschale.

Es unterliegt wohl gar keinem Zweifel, daß das Periostracum in der Rinne gebildet wird, und daß sein fortwachsender Rand dauernd in der Rinne, die mit dem Wachstum des Tieres sich immer weiter hinausschiebt, stecken bleibt. Bei *Arion* verschwindet es schließlich oder entzieht sich durch seine Feinheit der Beobachtung. Hier bleibt zuletzt vielfach nur ein loser Haufen länglichrunder, glatter, von Leydig als „spitzweckig" bezeichneter Kalkkörperchen übrig, die auf den ersten Blick keine kristalline Struktur zeigen. Durch Behandlung mit Kalilauge läßt sie sich nach Biedermann bald erweisen. Dann treten sechsseitige Täfelchen auf, die auf einen Gehalt von Calciumphosphat deuten; sie liegen in regelmäßigen,

sich in aufeinanderfolgenden Schichten unter einem rechten Winkel kreuzenden Linienzügen. Bei *Geomalacus* u. a. sieht man am Rande des Schälchens vielfach Calcosphärite. Bei der gemeinen Ackerschnecke macht die Schale bei schwacher Vergrößerung nach Biedermann den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens, wobei die größten Blöcke am Rande, die kleinen Steinchen aber mehr im Centrum liegen. Anätzen und starke Vergrößerung bringen weitere Aufklärung (X, 1). Man blickt auf eine Masse von größeren und kleineren kristallinen Aggregaten, die regellos neben- und übereinander liegen, von denen aber jedes einzelne eine völlig gleichmäßige, blättrige Struktur zeigt. Die benachbarten Drusen zeigen dabei ganz verschiedene Richtungen, im Sinne von Verwerfungen, Überkippungen und anderen Störungen in der Geologie. Überall treten rhomboedrische Spaltungsflächen, die auf Calcit deuten, scharf hervor. Oft erscheinen die drusigen Aggregate nicht aus dünnen, flachen Lamellen, sondern aus regelmäßig übereinander geschichteten Prismen aufgebaut, wie sie Rose von der *Strombus*-Schale beschrieb, und bisweilen sieht man eine feine, parallele Schrägstreifung, die wohl auf eine Zusammensetzung aus feinen Fäserchen oder schmalen Prismen zu beziehen ist. Solche dürften in der Schale von *Limax arborum* noch mehr verbreitet sein und damit den Übergang zum Bau einer äußeren Schale (s. u.) bewirken.

Im ganzen gewinnt man den Eindruck, daß das von der Rinne umschriebene Feld lediglich Kalk abscheidet, der dann kristallisiert. Biedermann meint, daß es sich hier um sekundäre Verhältnisse handelt, da das Schalenfeld mancherlei Muskelzug ausgesetzt ist. In der Tat deuten Parmarionformen auf eine abnorme Ausbildung hin, denn hier legt sich der Rand des Periostracums, gewaltsam in der Rinne festgehalten, namentlich links vorn oft in gekräuselte Falten, und man versteht, daß eine solche am Rande fest eingekeilte Cuticula sich bei den Contractionen der Schnecke mit der Mitte gelegentlich von der Unterlage abhebt; es entsteht zwischen ihr und der Mantelfläche ein Hohlraum, in dem der Kalk frei kristallisieren kann. Andererseits beweist doch wohl gerade ein solches Verhalten am besten, daß es sich in der Schalenbildung nur um einfache Kristallisation handelt, und die komplizierteren Verhältnisse der freien Schale leiten sich am einfachsten von solchen Vorgängen ab, die nur dadurch viel verwickelter werden, das der unter ihr hin und her gleitende Mantel einen Druck ausübt, womit gleichzeitig weitere Differenzierungen des Epithels am Mantel- und Schalenrande notwendig werden. Sicher ist jedenfalls, daß in der Nacktschneckenschale der Kalk sich nicht in Ostracum und Hypostracum sondern läßt. Ebenso darf man behaupten, daß sowohl das Periostracum als die Kalkschicht von einem Flächenepithel abgeschieden werden nach Art einer Cuticula, ohne Differenzierung einzelner Drüsenzellen. Ein Unterschied liegt nur darin, daß die conchinbildenden Zellen der Rinne höher sind als die kalkbildenden der Mantelfläche.

Schale der Gehäuseschnecken.

Das schalenbildende Epithel der Gehäuseschnecken.

Die Untersuchungen ergaben im Gegensatz zu den Nacktschnecken, daß das Epithel, welches die Schale abscheidet, außerordentlich umbildungsfähig ist und mit dem jeweiligen physiologischen Bedürfnis seine Form und Funktion ändert. Am wenigsten gilt das für die ganze Mantelfläche, d. h. die Hülle des Intestinalsacks, um so stärker aber für den Rand. Doch hat Moynier de Villepoix gezeigt, daß auch jenes eigentliche Mantelepithel zu neuer Formbildung experimentell sich anregen läßt (s. u.). Für die Mantelrinne und die Zone dahinter, welche der französische Autor als Bandelette palléale, Biedermann als Polster bezeichnet, gilt die Regel, daß in Zeiten, in denen die Schalenbildung ruht, d. h. während des Winterschlafes und im ausgewachsenen Zustande, das Epithel sich von dem der Nachbarschaft, also der Mantelfläche und des Mantelwulstes, kaum unterscheidet, daß es aber in der Wachstumsperiode außerordentliche Differenzierungen eingeht. Wie sich Tiere aus Xerophytenregionen während des Sommerschlafes verhalten, ist noch nicht untersucht. Überhaupt ist die Anzahl der analysierten Arten bisher noch bedenklich beschränkt. Sie betrifft wenigstens durchweg Landformen, speziell *Helix*-Arten, und zwar bis zu solchen mit reichster Schalengliederung, so daß man zum mindesten hoffen darf, daß die weitestgehenden Differenzierungen klargelegt sind.

Der einfachste der bekannt gewordenen Fälle ist wohl der von

Helix (*Arionta*) *arbustorum.*

Hier beschreibt Nalepa die Mantelrinne so, daß das Epithel im Grunde regelmäßig an Länge zunimmt und körnig wird, wozu dann noch die Vertiefungen der Schleimsäckchen kommen. Die Bandelette besteht aus langen, flaschenförmigen Becherzellen, die sich tiefer in die Cutis einsenken. Stützzellen liegen nicht dazwischen. „Interessant ist der Umstand, daß das Epithel gleich hinter diesen Becherzellen häufig fehlt oder aus sehr jungen Zellen gebildet wird“, wohl eine Folge der starken Umformung im Frühjahre, auf das sich die Schilderung bezieht (X, 4).

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse bei

Helix (*Fruticicola*) *hispida* (X, 5).

Die Bandelette verhält sich ebenso, aber die Rinne zeigt verschiedenes Epithel an der hinteren und vorderen Fläche. An der hinteren, welche für das gleichmäßige Periostracum in Frage kommt, sind die Epithelzellen von gleicher Höhe und liegen in einer Ebene; die vordere aber zeigt Vertiefungen für die Bildung der Haare (s. u.).

Helix aspersa

zeigt nach Moynier de Villepoix die höchste histologische Sonderung (X, 6). Hier erreichen die Drüsenzellen der Bandelette die größte Länge. In der Rinne ist sowohl das Epithel der vorderen wie der hinteren Fläche secretorisch umgewandelt, das im Grunde aber nimmt den Habitus einer besonderen Drüsenform an, die der Autor als Globuligendrüse, glande globuligène, bezeichnet.

Die Zellen der Bandelette, die sich, wie immer, als pigmentfreie, helle Linie abhebt, sind im Grunde erweitert (X, 7). Hier liegt der elliptische Kern mit zwei Nucleolen in den Brennpunkten; manche Zellen haben zwei und selbst drei Kerne. Das Cytoplasma enthält feinste, glänzende, gelbliche Körnchen, die wohl auf Conchinabscheidung deuten. Doch beweist der Niederschlag mit Oxalsäure, daß die Zellen keinesfalls nur chitinogen sind. Vermutlich haben sie die Aufgabe, gleichzeitig Kalk und ein organisches Secret zu liefern. Am vorderen und hinteren Rande der Bandelette gehen sie unmerklich in das gewöhnliche Epithel über.

Die Rinne bildet im Sagittalschnitt einen spitzen Winkel mit der Mantelfläche, bei *Helix hispida* dagegen (X, 5) einen stumpfen. Müßte sie nicht in normaler Lage einen solchen von 180° bilden, d. h. in der Verlängerung der Mantelfläche liegen, so daß der Schalenrand bei völlig ausgestrecktem Mantel (in feuchter Luft) in die Rinne ohne Umbiegung hineinpaßt? Die Bilder sind natürlich retrahierten Tieren entnommen, wo der Mantelwulst unter die Schale zurückgeklappt ist. Bei ausgestreckter liegt er nach vorn dem Nacken auf. Die Möglichkeit solcher Verlagerung scheint gegeben zu sein durch den (mit Hämolymphe gefüllten) Hohlraum, der in der Figur (X, 6) unter der Bandelette bleibt. Der Punkt bleibt zu untersuchen.

Das Epithel der hinteren Rinnenwand zeigt durch die feinkörnige Beschaffenheit seiner distalen Teile eine drüsige Beschaffenheit, etwas weniger das der vorderen, das unvermerkt in das des Mantelwulstes übergeht, bei welchem die distale Hälfte keine Differenz mehr zeigt. Im Grunde verlängern sich die zartwandigen Epithelzellen noch mehr und nehmen unregelmäßig längliche Form an. Ihr Cytoplasma wird durch und durch körnig. Die Körner nehmen an Größe zu und liegen dann in Vacuolen, so daß jede Vacuole ein, selten zwei Kügelchen umschließt. Zuletzt ist die ganze Zelle mit solchen Vacuolen erfüllt auf Kosten des Cytoplasmas. Durch Dehiscenz der Membran werden die Kügelchen entleert und bei der Periostracumbildung verbraucht (s. u.). Wie das ganz junge Periostracum sind sie Färbemitteln zugänglich. Diese Globuligenzellen (X, 8) füllen nicht den Grund der Rinne gleichmäßig aus, sondern häufen sich von Strecke zu Strecke, nach Art der Verteilung der Schleimsäckchen.

Wenn die Rinne für das Periostracum, die Bandelette für die äußerste Kalkschicht der Schale, die Bildungsstätte abgibt, so schließt sich an diese unmittelbar die Zone an, welche

das Pigment der Schale

liefert. Dafür verwandte Moynier de Villepoix nicht *Helix aspersa* mit ihrer unruhigen Zeichnung, sondern eine gebänderte *Helix* (*Tachea*) *nemoralis*. Hier ist wieder bloß ein schmaler, höchstens 2 mm breiter Streifen tätig, parallel dem Mantelrande. Das Epithel unter den Bändern (X, 6) wird höher und in seiner distalen Hälfte, vom Kern an, bräunlich und granulär. Hier haben wir also mit Bestimmtheit den Farbstoff im Epithel selbst. Farbdrüsen kommen nicht in Frage. Und man überzeugt sich oft leicht, z. B. an einer *Eulota fruticum*, von der völligen Unabhängigkeit der Pigmentverteilung im Mantel, der bei ihr grobe dunkle Flecken tragen kann, und in der Schale, die einfarbig blaß bleibt. Trotzdem erscheint es nicht als ausgeschlossen, daß bei gezeichneten Schalen ein Zusammenhang zwischen deren Pigmentierung und dem Farbstoff der Unterhaut besteht. Denn bei *Helix nemoralis* verlaufen dunkle, subepitheliale Bänder unter denen der Schale und damit zugleich unter dem pigmentliefernden Epithel. Man gewinnt also den Eindruck, daß im tieferen Pigment die Quelle zu suchen sei für die Pigmentabscheidung des Epithels. Der Beweis für den Übertritt wurde neuerdings geliefert von Distaso.*) Das Pigment der Certis ist um Lakunen gruppiert, entsprechend der ebenso taktischen Anziehung, die zwischen dem Blute und den Farbstoffen beruht. Von hier läßt sich der Übertritt ins Epithel verfolgen. Die Pigmentbänder des Mantels sind meist viel weniger zusammenhängend als die der Schale, sie fehlen oft ganz nach der Spitze der Spira zu, womit der Beweis geliefert ist, daß die pigmentablagernde Zone sich in der Nähe des Peristoms befindet. Er gelingt namentlich scharf beim Embryo, später verwischen sich oft die Beziehungen.

Distaso will den Farbstoff aus dem Kern herleiten und betrachtet ihn als ein Umwandlungsprodukt des Chromatins. An dem Maße, als das Chromatingerüst des Nuclans undeutlich wlrd und schwindet, treten neben dem Kern und zwar in unmittelbarer Nachbarschaft die Pigmentkörnchen auf.**) Da wird man freilich die Frage kaum unterdrücken können, ob der sämtliche Farbstoff eines großen und an Farbkörnchen reichen Pigmentzelle, wie sie etwa in der Retina vorkommen, aus dem Chromatin des Kernes stammen soll.

Ein ähnliches Verhältnis findet statt beim Mantelepithel oder dem Überzug des Intestinalsacks, von dem die unteren, innersten Teile der Schale geliefert werden. Es zeigt zunächst einen verschiedenen Anblick

*) A. Distaso. Die Beziehung zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale *Helix nemoralis* L. und *hoctensis* Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigments bei Mollusken. Biolog. Centralbl. XXVIII. 1908. S. 120ff.

**) Die Frage, ob das Pigment, wie ich es oben nahm, noch länger als Exkret gedeutet werden dürfe oder nicht, wird wohl durch die Herleitung aus dem Kern nicht weiter berührt. Die Ausstoßung kann recht wohl beginnen mit der Degeneration des Nucleus.

je nach der Jahreszeit und nach dem Zustande des Tieres Am einfachsten ist es bei solchen, die ganz ohne Kalk ernährt werden, niedrige Zellen mit hellem Plasma und runden Kernen, die fast der Granula entbehren (XI, 2); bei Tieren im Winterschlafe (XI, 3) sind die Zellen höher, das Plasma noch transparent, die Kerne ein wenig mehr gestreckt. In voller Tätigkeit (XI, 4) werden die Zellen weit höher, der mehr basal gelegene Kern streckt sich in die Länge, das Plasma wird nach der freien Fläche zu immer körniger. Einzelne Zellen dazwischen, die sich namentlich basal stark verschmälern und ebenso den Kern schmal und lang machen, könnte man wohl als Stützzellen deuten im Sinne Thieles. Moynier de Villepoix hält sie für ausgediente Elemente, die ausgestoßen werden. Ein Maximum läßt sich künstlich erreichen bei der Reparation einer verletzten Schale, von der man ein Stück entfernt hat, in genügendem Abstand vom Peristom (XI, 5). Hier wird alsbald ein neues Häutchen gebildet, und zwar bei *Helix aspersa* wesentlich schneller als bei der Weinbergschnecke. Fortgesetzt wiederholtes Wegnehmen dieses Häutchens, das immer wieder erzeugt wird, bringt das secernierende Epithel zur Hypertrophie. Die Zellen erreichen die größte Höhe, der Kern wird stark granulös, das Plasma durch Körnchen am meisten getrübt. Der abgesonderten strukturlosen Membran sitzen an der Unterseite Kügelchen an, von denen die Kalkbildung ausgeht (s. u.). Die Membran wird als Cuticula von der freien Fläche der Zellen geliefert; die Kügelchen scheinen von den Körnchen des Cytoplasmas herzurühren. Denn die Oberfläche der Zelle wird zu einem blassen Saume, der sich ablöst ohne weitere Zerreißung. Er zerfällt dann in die einzelnen Tröpfchen. Ganz ähnliche Kügelchen lassen sich nun in dem Unterhautgewebe auffinden, und sie dürften ebenso aus einem Kalkalbuminat (s. u.) bestehen. Ein Übertreten der subepithelialen Kügelchen in das Epithel ließ sich aber bisher nicht positiv nachweisen, wie es doch bei dem Pigment gelungen ist. Der Zusammenhang scheint klar angedeutet, läßt sich jedoch noch nicht demonstrieren.

Noch scheint eine Bemerkung am Platze wegen der pigmentbildenden Zone. Da bei manchen Schalen, z. B. von *Amphidromus*, der Farbstoff z. T. in tiefere Lagen des Schalenkalks eindringt, an anderen aber mehr oberflächlich bleibt, so sieht man sich zu der Annahme gedrängt, daß die Zone des verlängerten Epithels zeitweilig vom Mantelrande weiter hinwegrückt, um nachher wieder dahin zurückzukehren, eine Vorstellung, die bei der Umwandlungsfähigkeit aller dieser Epithelien wohl kaum auf Schwierigkeiten stößt.

Bau und Bildung der Schale der Gehäuseschnecken.

Das Periostracum wird in der Mantelrinne gebildet, die oberflächlichen Kalkschichten mit dem Pigment von der Bandelette und einer schmalen Nachbarzone, die tiefen Kalkschichten endlich von der ganzen Mantelfläche dahinter. Nach der Entstehung könnte man also Periostracum, Ostracum,

und Hypostracum unterscheiden. Doch lassen sich die beiden letzten Lagen weder nach der Struktur des Kalkes, noch nach der Pigmentierung scharf auseinanderhalten, da es nirgends zur Bildung einer echten Perlmutterschicht kommt; denn auch da, wo die dünnere Lage bei der Wachstumsunterbrechung des Periostracums sich weiter entwickelt, wie bei *Zonites*, da erscheinen doch diese intermittierenden Verstärkungen mehr porzellanartig. Auf das weitere kommen wir zurück.

Das Periostracum

wird als eine strukturlose, anfangs färbbare Membran in der Rinne abgeschieden als Cuticula der hinteren Epithelfläche. Bei *Helix aspersa* kommen aus den Globuligenzellen im Grunde der Rinne jene Kügelchen dazu, welche sich auf die Außenseite der jungen Cuticula legen. Ein noch feineres Cuticularhäutchen, das von der vorderen Epithelauskleidung geliefert wird, hält sie zusammen (XI, 1). Sie lassen sich über die ganze Schale nachweisen, und Moynier de Villepoix will ihnen, da sie von den abwechselnd und schräg gestellten Säckchen stammen, eine besondere Bedeutung für die feinere Felderung der Schalenoberfläche zusprechen.

Bei *Helix pomatia* bildet der äußerste Rand der wachsenden Schale nach Biedermanns Nachweis feine Hohlrinnen (XI, 10, 11), die man wohl auf die Säckchen zurückführen möchte. Die Vertiefungen erscheinen feinkörnig, die Zwischenräume strukturlos mit feinen Querfalten. Die Körnelung dürfte wohl von einem ähnlichen Secret herrühren, wie es die Globuligendrüsen liefern. Das Periostracum zeigt noch die Eindrücke der Epithelzellen. Die Cuticula erscheint bald in den Hohlrinnen fein längsfaserig, und dann sieht man unter der strukturlosen Oberfläche feine, spindelförmige Körperchen, die sich in die Länge ziehen, so daß das Bild fibrillären Bindegewebes entsteht. Leider wird der Ursprung der Fibrillen, die zu den Kalkfibrillen der Schale (s. u.) den ersten Anlaß zu geben scheinen, nicht angegeben. Nach Moynier de Villepoix hätten wir unter dem Periostracum zunächst Albuminkügelchen als Epithelausscheidungen zu erwarten.

Wo Haare vorkommen, sitzen sie nach Moynier de Villepoix dem Periostracum auf und greifen nicht, wie Leydig glaubte, bis zur Kalkschicht durch. Bei *Helix hispida* trägt das Periostracum kleine Höcker dicht beieinander (Textfig. 56). Ein Haar erscheint bloß als die Zusammenfassung und Verlängerung solcher Höcker, wie ein Querschnitt lehrt; an der Basis verbreitert es sich beträchtlich zu einer Platte, die dem Periostracum aufsitzt. Es wird erzeugt von der Vorderfläche der Mantelrinne mit ihren Vertiefungen, welche die Matrizen darstellen. Auf den Haaren und an ihrer Basis setzen sich oft Fremdkörperchen fest (XI, 8, 9), die wohl zu einer Schutzmaske gebraucht werden können.

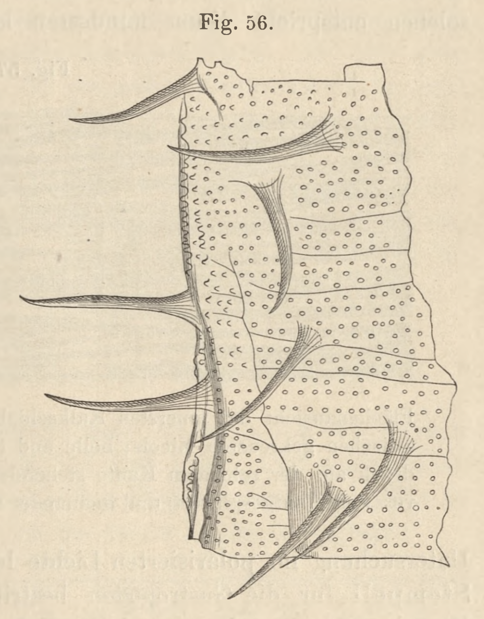
Die Dicke des Periostracums scheint stark zu variieren nach den Gattungen. Schalen, die intensiv weiß sind, wie die vieler Xerophilen,

haben nach Leydig bereits in der äußersten Schicht körnigen Kalk, von dem wohl kaum zu entscheiden ist, ob er noch zum Periostracum gehört.

Die Kalkschichten.

Die spärlichen Angaben über die Gliederung der Kalklagen lauten recht verschieden je nach den Arten und wahrscheinlich je nach der Richtung, in welcher ein Schliff durch die Schale geführt wurde. Dazu kam die vorgefaßte Meinung, daß man nach einer Prismenschicht zu suchen habe, die sich bei den Muscheln mit einer Perlmutterlage diesem Hypostracum gegenüberstellt. So bildet Nalepa (X, 3*a*) einen Schliff durch die Schale von *Zonites algirus* ab, der drei scharf voneinander abgesetzte Lagen zeigt, ein kräftiges, dunkles Periostracum, eine Prismenschicht, deren Prismen senkrecht zur Oberfläche stehen, und ein etwa fünfmal so starkes Hypostracum mit gekreuzter Schrägstreifung. Ähnlich lauten die Angaben von Leydig, wie von Longe und Mer. Sie sind wegen des Mangels von Abbildungen im einzelnen schwer zu deuten. Jacobi hat von *Amphidromus* (827) ebenfalls drei Lagen, aber in ganz anderer Deutung, zu oberst eine Lage mit gekreuzter Diagonalstreifung, darunter die Prismenschicht, die in ihrer äußeren Hälfte das gelbrote Pigment führt, und zu unterst wieder eine dicke Lage mit Diagonalstreifung (X, 36). Es ist jedenfalls unmöglich, diese Struktur auf die von *Zonites* zu beziehen, und das um so mehr, als wir gewöhnlich das Pigment in der obersten Lage antreffen. Freilich bilden da wieder die Heliciden der Wüste eine Ausnahme, denn bei ihnen ist das Pigment diffus in der untersten Schicht verteilt, und der äußere Schalenteil bleibt weiß. Die Betrachtung der *Amphidromus*-Schale von außen zeigt, daß die farbigen Streifen an ihrem Rande abklingen, als wenn sich das Pigment von der Oberfläche in tiefere Lagen zurückzöge. Aber auch abgesehen von der Pigmentierung, die bei den Vorderkiemern in ähnlicher Weise wechselt, gelingt es kaum, die beiden geschilderten Schalen in ihren einzelnen Lagen aufeinander zu beziehen. Es fehlt eben noch an einer systematischen Durcharbeitung.

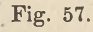
Fig. 56.



Haare des Periostracums von *Helix hispida*. Nach Moynier und Villepoix.

Nach der Ausbildung des Kalks ist wohl das Bild, das Jacobi von *Amphidromus* gibt, die Regel, nur daß die Deutung eine andere sein muß, in dem Sinne, wie wir bei den höheren Vorderkiemern drei Schichten antreffen, von denen indessen die Mittelschicht nur die Prismenstruktur vortäuscht; denn bei einem Schliff, der senkrecht zu dem erwähnten geführt wird, kehrt sich das Verhältnis um, so daß die Mittellage die schiefe Kreuzstreifung zeigt, die obere und untere aber die Prismenstruktur, Dinge, die bereits von Rose und v. Nathusius-Königsborn aufgeklärt wurden. Die genaueste Analyse verdanken wir Biedermann, dem wir zu folgen haben.

Wie bei den Prosobranchien*) haben wir als Grundelement der Schale die Kalkfibrille anzusehen, die einem Calcitkristall oder einer Reihe von solchen entspricht. Zum mindesten kommt ihnen, wie namentlich die


Fig. 57.



Flächenansicht der innersten Kalkschicht von *Helix pomatia*. Dünnschliff zwischen gekreuzten Nicols; helle und dunkle verzweigte Bänder als Ausdruck auf der schmalen Kante stehenden Kalkplättchen, die entsprechend verzweigt (aufgesplittert) und ineinander verfalzt sind. Nach Biedermann.

Untersuchung im polarisierten Lichte lehrt, kristalliner Bau zu, was noch Stempell für die Gastropoden bestritt. Die Kalkfasern legen sich zu Komplexen aneinander, die als Bündel mit ihren Enden sich auskeilen. Sie greifen ineinander und machen den Eindruck von Stalaktiten, daher geradezu von Stalaktitenstruktur geredet werden kann (Textfig. 57). Die Stalaktiten ordnen sich weiterhin zu Blättern, die einander parallel liegen, so zwar, daß die Blätter bei dreifacher Lage in der obersten und untersten Schicht nach der Länge der Schale geordnet sind, in der Mittellage aber senkrecht dazu, und zwar bei *Helix* so gut wie bei *Limnaea* (XI, 14). Werden die Blätter im Schliff quer durchschnitten, dann entsteht das Bild der Prismen. So weit läßt sich die Struktur durch Verfolgung der Wachstumsvorgänge aufklären. Nicht dagegen scheint die feinere Struktur innerhalb der Blätter bis jetzt

*) Biedermann hat seine Untersuchungen erfreulicherweise auch auf die Prosobranchienschale ausgedehnt und trotz viel größerer Dicke dieselbe Struktur gefunden. Allerdings beschränkt er sich auf die hochstehenden Formen *Mitra* und *Oliva* und vernachlässigt die Diotocardien mit Perlmutterschicht.

kausal auflösbar, denn sie läuft darauf hinaus, daß die Fibrillen in den Blättern schräg stehen unter annähernd 45° zur Oberfläche der Schale, so zwar, daß in benachbarten Lagen die Richtung wechselt, daher ein Blatt im Längsschnitt die Kreuzstreifung zeigt. Zu bemerken ist noch, daß die Fibrillen einer Lage keineswegs mit ihr abzuschneiden brauchen, sondern bisweilen in die Elemente der nächsten, dazu senkrecht stehenden Lage übergehen.

Unterschiede, welche makroskopisch sich scharf ausprägen, wie die Zuwachsstreifen der oberen Lagen und das porzellanartige Aussehen der untersten, sind in Wirklichkeit durch keine wesentlichen Differenzen der mikroskopischen Struktur bedingt; sie beruhen wohl nur auf schwach wechselnder Dichtigkeit der Fibrillen.

Auf ähnlich feine Strukturdifferenzen sind wohl die stärker durchscheinenden Stellen mancher Schalen zurückzuführen; so hat unser *Buliminus radiatus* oft Querstreifen, die von außen dunkler aussehen, gegen das Licht gehalten aber hyalin sind; gebänderte Tacheen, auf feuchtkaltem Urgebirgsboden pigmentlos geworden, lassen doch noch die Ränder als durchscheinende Längslinien erkennen. Nähere Untersuchung fehlt wieder.

Schließlich noch die Bemerkung, daß die Beimengung organischer Substanzen in der Pulmonatenschale minimal ist, womit allein schon die Ausbildung der Perlmutterschicht mit ihrem Conchingerüst wegfällt.

Die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale.

Ältere Analysen von C. Schmidt und Wicke hat Keferstein in diesem Werke bereits angeführt (S. 914 und 915). Die ausführlichste Übersicht lieferte Döring 1872 von sieben Stylommatophoren. Wir erhalten da folgende Tabelle, wobei ich die letzte Dezimale weglasse:

	1. *Helix pomatia*	2. *Tachea nemoralis*	3. *Eulota fruticum*	4. *Arionta arbustorum* auf Granit	5. *Arionta arbustorum* auf Kalkboden	6. *Xerophila ericetorum*	7. *Buliminus detritus*
Calciumcarbonat . .	97,567	96,065	98,157	93,018	94,746	98,484	98.084
Calciumphosphat . .	0,023	0,074	0,036	0,131	0,070	0.105	0,036
Calciumsilikat . . .	0,199	0,280	0,116	0,267	0,178	0,387	0,168
Magnesiumcarbonat .	0,083	0,055	0,024	0,043	0,131	0,089	0,023
Alkalien	0,118	0,190	0,201	0,201	0,113	0,089	0,118
Eisenoxyd	0,040	0,037	0,018	0,040	0,030	0,071	0,067
Manganoxydul . . .	0,001	0,001	0	0,001	0,001	0,029	0,006
Kali	Spuren	Spuren	0	Spuren	Spuren	0	Spuren
Strontium	Spuren	0	0	0	0	0	0
Kieselsäure (Sand usw.)	0	0	0	0	0	0,100	0
Organische Substanz	1,770	3,107	1,634	5,660	4,511	0,423	1,188
	99,800	99,810	100,187	99,359	99,779	99,776	99,691

Die Arionten zeigen die Abhängigkeit vom Boden namentlich in der Differenz des kohlensauren Kalks. Sie bleibt immerhin gering. Eine sehr dünnschalige *Helix pomatia* vom Granitgebiet zeigte einen bedeutenden Mehrgehalt an organischer Substanz, nämlich 2, 5, 4 %.

Die Alkalien der *Arionta* vom Granit (Nr. 4) und der *Xerophila* setzen sich folgendermaßen zusammen:

	Arionta	*Xerophila*
Natriumsulfat	0,007	0,001
Natriumchlorid / Natriumcarbonat	0,193	0,088

Man möchte vielleicht annehmen, daß dieser Gehalt sowie der an Kali und Strontium auf Zufälligkeiten beruht oder doch zum mindesten unwesentlich ist, wiewohl Biedermann zeigt, daß ein Zusatz von Kalium und Natrium die Kristallisation in verschiedenem Sinne beeinflußt (s. u.).

Neuerdings ist zu diesen chemischen Bestandteilen noch das Fluor hinzugekommen. Carles hat gezeigt, daß das Meerwasser 0,012 g Fluor im Liter enthält. Danach waren Austernschalen relativ reich daran. Das Element tritt zurück auf dem Lande und im Süßwasser. Doch enthalten die Schalen von Limnäen und Planorben, von *Helix aspersa* und *pomatia* noch 2—3 mg in 100 g Schalensubstanz nach Abzug des Periostracums. Das Fluor zeigt sich verbreitet im Süßwasser; die Landschnecken entnehmen es den Blättern der Pflanzen. Carles vermutet, daß das Fluor ganz allgemein zur Bildung und Festigung von Skeletten beiträgt.

Wachstum der Schale.

Das Periostracum wird als Cuticula von der hinteren Wand der Mantelrinne gebildet (s. o.). Auf die Säckchen ist vermutlich die Längsstreifung zurückzuführen. Äußere Skulpturen stammen von der vorderen Wand; sie liefert eine feinere Cuticula, die unter Umständen die von den Globuligendrüsen abgeschiedenen Kügelchen auf der unteren Cuticula befestigt oder in besonderen Vertiefungen zu Haaren verstärkt wird. Das Polster oder die Bandelette gibt die äußerste Kalklage, deren Stalaktiten der Längsrichtung folgen. Etwas weiter hinten wird die nächste Schicht gebildet mit quergelagerten Stalaktiten. Die ganze Mantelfläche sondert die untere Kalkschicht ab. Pigmente leiten sich aus erhöhtem Epithel hinter dem Polster her.

So weit lassen sich die einzelnen Anlagen einigermaßen verfolgen. Doch bleiben, wie mir scheint, noch genug Unklarheiten, namentlich da, wo drei Kalkschichten vorhanden sind, denn der Punkt ist noch nicht ermittelt, an dem die Abscheidung der zusammengehörigen ersten und zweiten sich abgrenzt. Hier sollte man wohl noch eine weitere Differenzierung des Epithels am Mantelsaum erwarten. Ebensowenig ist erklärt,

wie der Wechsel in der Fibrillenrichtung innerhalb der einzelnen Schichten, auf dem die Kreuzstreifung beruht, zustande kommt.

Die erste Kalkablagerung, die man am Rande einer weiterbauenden Schnecke, am besten aber bei fortgeschrittenen Embryonen beobachten kann, besteht nach Biedermann im Auftreten von sehr kleinen, rundlichen Scheiben, die zunächst äußerst blaß und schwach lichtbrechend sind; sie sind namentlich in der Mitte zuerst doppeltbrechend. Allmählich wachsen sie sowohl in die Fläche, wie namentlich in die Dicke (XI, 14). Dann bilden sie eine zusammenhängende Lage kleiner, flacher Warzen von körnigem Aussehen mit stärker lichtbrechendem Centrum und ziemlich unregelmäßigen Konturen. Sie sind von radiärfaseriger Struktur, also Calcosphärite. Je enger sie sich zusammenschließen, um so größer werden die hellen Kernflecke, bis sie sich unmittelbar berühren (XI, 12, 13). In geringer Entfernung vom Rande wird das Bild schon undeutlich, indem sich eine neue Schicht zartfaserigen Kalkes darüberlegt. Sie entsteht wahrscheinlich dadurch, das sich der später abgelagerte Kalk an die radiärfaserigen Blättchen derart anlegt, daß die einzelnen Fibrillen nun der Längsrichtung der Schale folgen, wodurch die ursprüngliche Plättchenstruktur mehr und mehr verwischt wird. Durch Einwirkung von Kali- oder Natronlauge auf die ursprünglichen Plättchen erhält man verschiedene Umkristallisierungen, und mit ihrer Hilfe gelang Biedermann der Nachweis, daß wir als erste Ablagerung kein Calciumcarbonat, sondern das Calciumdiphosphat ($CaHPO_4$) vor uns haben. Die Phosphorsäure wird durch die übrigen mikrochemischen Reaktionen bestätigt. Erst ganz allmählich beginnt, zuerst spärlich, dann immer reichlicher, die Ablagerung von Calciumcarbonat, womit das Auftreten der Doppelbrechung Hand in Hand geht. Das polarisierte Licht liefert somit das Mittel, Ort und Zeit zu bestimmen, wo das Calciumphosphat durch das anisotrope Carbonat ersetzt wird. Entweichen von gasförmiger CO_2 bei Zusatz von Säuren liefert dazu die chemische Kontrolle. Da sieht man dann am Rande der embryonalen *Helix*-Schale zwischen den Plättchen von Calciumphosphat einzelne unregelmäßige Körperchen des Calciumcarbonats sich einstellen. Die erste Lage von Kalkfasern, die sich in einiger Entfernung vom Rande einstellt (s. o.), leuchtet zwischen gekreuzten Nicols in ähnlicher Weise anfangs ganz blaß, weiterhin immer stärker auf, parallel mit der Ausbildung des Carbonats. Die Fibrillen ordnen sich alsbald zu den Stalaktiten, und auch diese leuchten wieder verschieden stark auf nach den Zuwachsstreifen, die eine Verdichtung des kohlensauren Kalks bedeuten. Häufig finden sich neben den regelmäßigen Stalaktitenanlagen am wachsenden Schalenrand auch kleine Sphärite, entweder einzeln oder zu Gruppen vereint. Ihre Zahl steigert sich, wenn während des Bauens Störungen eintreten.

Es ergibt sich somit als Hauptresultat, daß zunächst ein organisches Secret gebildet wird, aus dem phosphorsaurer Kalk sphäritisch herauskristallisiert. Bald geht es aber in das Carbonat über, allerdings auf

einem chemisch noch nicht aufgeklärten Wege. Vorläufig ist wohl nur festzustellen, daß der Kalk im Blute als Phosphat gelöst ist; die Umlagerung braucht mithin keine andere zu sein, als im Körper selbst, wo wir ebenfalls in den Bindegewebsnetzen und Kalkdrüsen den kohlensauren Kalk antreffen. Die Theorien von Longe und Mer, wonach dem kohlensauren Kalk der doppeltkohlensaure vorherginge, und die von Steinmann, wonach das Carbonat durch eine Art Fäulnisprozeß in dem Secret entstände, weist Biedermann zurück. Sollte man die Kohlensäure nicht aus einer Art von Hautatmung ableiten an der Manteloberfläche, so gut wie das Carbonat innerhalb des Körpers wohl auf Atmungsvorgänge innerhalb der Gewebe zurückzuführen sein dürfte? Eine solche Anschauung fände eine wesentliche Stütze in der Abhängigkeit des Schalenbaues vom Zustande des Tieres. Denn nur die aktiv tätige, aus der Schale entfaltete, kräftig atmende Schnecke bildet das Gehäuse weiter, nicht die ruhende, retrahierte.

Wenn das Periostracum schon durch die Abdrücke der Zelloberflächen als Cuticulargebilde sich kennzeichnet, so liegt andererseits kein Grund vor, die ersten Kalkplättchen und das Secret, auf das sie zurückgehen, auf bestimmte Zellen zu lokalisieren. Sie sind höchstens in dem Sinne unter den Begriff der Cuticula zu subsumieren, wie jede Ausscheidung von einem gleichmäßig drüsigen Epithel ohne Differenzierung einzelner echter Drüsenzellen.

Auffallend bleibt bei der ganzen Theorie, welche den Kalk aus einem organischen Secret herleitet, der äußerst geringe Gehalt der Pulmonatenschale an organischer Substanz. Leider fehlen noch die chemischen Untersuchungen, wieviel davon auf das Periostracum, wieviel auf die Kalkschichten entfällt.

Regeneration der Schale.

Wie früher erwähnt, kann ein neues Peristom nur gebildet werden, wenn eine Bruchstelle an der Schale so weit der Mündung genähert ist, daß der Mantelrand bei der Retraction bis zu ihr gelangt. Sonst werden Defekte fast in jeder Richtung repariert, fehlende Schalenstücke ersetzt, zerbrochene zusammengekittet. Die Versuche sind seit Réaumur häufig vorgenommen worden und werden von der Natur oft genug im Freien geliefert. Gräfin Linden, Moynier de Villepoix, Paravicini, Biedermann haben sich der Untersuchung solcher Reparationen des näheren angenommen, und neuerdings hat G. Techow eine breitere Grundlage geschaffen, worüber allerdings erst der vorläufige Bericht von Korschelt vorliegt*). Danach gelang es, bei *Helix pomatia* die letzten anderthalb

*) M. Gräfin v. Linden, Entwicklung der Skulptur und Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1896.

Korschelt, Über Regenerationsversuche an Land- und Süßwasserschnecken. Sitzgsber. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturw. Marburg 1907.

Windungen zu nehmen und ersetzen zu lassen. Versuche, nach Wegnahme der ganzen Schale das Tier zur Reparation zu veranlassen, mißglückten bei *Succinea.* Sonst verhält sie sich, samt Limnäen und Planorben, wie die Heliciden. Bei letzteren geht die Herstellung langsamer vor sich, so gut wie *Helix pomatia* hinter *Helix aspersa* an Geschwindigkeit zurückbleibt. Wie eine zertrümmerte Schale wieder zusammengekittet wird, so kann man eine eingemeißelte Lücke durch eingesetzte Schalenfragmente derselben oder einer anderen Species wieder ausfüllen lassen. Biedermann nahm dünne Glaslamellen, wie man sie durch Zerplatzen einer aufgeblasenen Kugel erhält, um daran die neuen Ausscheidungen haften zu lassen. Die Natur selbst beschreitet ja gelegentlich den Weg, daß sie Fremdkörper in eine wachsende Schale einbaut (s. o., S. 120).

Paravicini suchte namentlich in systematischer Hinsicht eine breitere Grundlage zu gewinnen, er experimentierte mit *Helix*, *Buliminus*, *Pupa*, *Clausilia*, *Amalia* und *Limax*, dazu *Cyclostoma* und *Pomatias*. Bei kleinen Arten wird die Schale nur ausnahmsweise wieder hergestellt. Die großen Formen regenerieren im Sommer und Winter. Die Reparation geschah um so schneller, je kleiner der Umfang der Verletzungen war. Doch ließ sich über die zur Heilung nötige Zeit nichts sicheres ausmachen. Da der Mantel nicht überall von einem deutlichen Epithel eingefaßt wird, so heilt z. B. eine Verletzung der Spindel nicht wieder aus. Und da in den Ersatzteilen kein Periostracum entwickelt wird, so fehlen auch einer wiederhergestellten Bruchstelle alle Skulpturen der Außenseite. Die Versuche mit Nacktschnecken hatten nur wenig Erfolg.

Der Hergang bei der Reparation ist etwa der folgende. Die Lücke wird durch ein Secret geschlossen, das zu einem strukturlosen Häutchen erstarrt. Daran haften auf der Innenseite vereinzelte Brocken von kohlensaurem Kalk, zumeist in Gestalt von Sphäriten; bei *Helix aspersa* treten sie zurück gegen einheitliche Kalkkristalle (Moynier de Villepoix), die umgekehrt bei *Helix pomatia* nur selten sind nach Biedermann. Dieser sah dann die Sphärite wachsen bis zu gegenseitiger Berührung, wodurch ein Mosaik von polygonalen Feldern zustande kommt. Die Sphärite wachsen in die Dicke, neue legen sich darunter, die sphäritische Struktur geht ganz allmählich in die fibrilläre über, nur viel weniger regelmäßig als in der normalen Schale. Die unterste Schicht wird schließlich, mag die Außenseite rauh und ungleichförmig sein, zur vollkommen typischen Porzellanschicht, die ohne irgendwelche Grenze in die normale Nachbarschaft übergeht. Die Umbildung erfolgt um so gleichmäßiger, je ungestörter die Schnecke blieb. Wird sie dagegen zu häufiger Retraction und Mantelverschiebung gezwungen, dann zeigen die äußeren Lagen allerlei Verwerfungen und Aufstauchungen; das Endresultat aber bleibt das gleiche: die normale Reparation der untersten Schicht nach Form und Struktur.

Es ist wohl als selbstverständlich anzunehmen, daß die Bildung von Septen in ähnlicher Weise, doch mit größerer Regelmäßigkeit erfolgt, wie

die Reparaturen. Die Frage, ob die Schnecke die Ablösung der Schalenspitze, die Decollation, beeinflußt, etwa durch eine Abscheidung, ist jedoch wohl noch weniger in Angriff genommen, wie die vorige.

Spätere normale Umbildungen der Schale. Peristom. Resorption.

Das **Periostracum**, anfangs für Farbstoffe empfänglich, verliert bald diese Eigentümlichkeit, wohl im Übergange zum Conchin. Chemische Differenzen sind bisher nicht nachgewiesen.

Die **Kalkschichten** zeigen in den älteren Schalenteilen, die wesentlich dicker sind als der neugebildete Rand, trotzdem ungefähr das gleiche Dickenverhältnis wie in den jüngeren. Daraus folgt, wie Biedermann betont, daß die obere Lage an ihrer Unterseite noch zunehmen muß, denn nur der untersten Schicht wird ständig vom Mantelepithel weiteres Material zugeführt. Die Beobachtung verführte F. Müller*) (an Lamellibranchiaten) und v. Nathusius-Königsborn zu der Annahme selbständigen Schalenwachstums durch Intussusception. Bei den Landschnecken ist Aufnahme von Kalk aus dem umgebenden Medium selbstverständlich ausgeschlossen, die Schale kann nur durch Apposition wachsen. Biedermann läßt wohl die Frage offen, ob das kalkhaltige Secret die Schale durchtränken und bis zur oberen Schicht dringen könne. Sollte man nicht annehmen, die kristallinen Fibrillen der oberen Lage wüchsen auf Kosten der unteren, ähnlich wie beim Umkristallisieren einer Versteinerung, etwa eines Crinoiden, die Kristalle von einer Kalktafel auf die andere übergreifen können?

Wie beim Abschluß des Wachstums die Differenzierungen des Epithels am Mantelrande schwinden, hat Moynier de Villepoix gezeigt. Aber wir wissen noch nicht, welche Umformungen in dieser Periode vorhergehen, um das **Peristom** zu bilden. Eine *Xerophila* mit der glatt abschließenden Schale wird keine nötig haben, wohl aber alle die Formen, die Wulstungen, Falten, Zahnvorsprünge und andere derartige Armaturen besitzen. Hier handelt es sich vielleicht weniger um die Struktur, als um die Form und Weite des auswachsenden Mantels. Auffallende chemische Umsetzungen aber müssen vorausgesetzt werden etwa bei *Porphyropaphe iostoma*, die ihre helle Schale mit einem veilchenblauen Peristom abschließt, oder bei der *Papuina chilochroa*, die eine weiße Schale trägt mit schwarz und rotem Mundsaum. Solchen Erscheinungen stehen wir noch völlig ratlos gegenüber.

Eine Vermutung kann man wenigstens äußern in Rücksicht auf eine andere, sozusagen retrograde Umwandlung, nämlich die **Resorption** bestimmter Schalenteile, sei es daß sie während der Ontogenese erst an-

*) F. Müller, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zoolog. Beitr. von A. Schneider, 1885.

gelegt werden und nachher schwinden, wie vermutungsweise die inneren Teile einer Auriculidenschale (s. o. Textfig. 20, S. 111), sei es, daß die Rückbildung sich in der Stammesgeschichte vollzogen hat, wie bei den Halbnacktschnecken aus der *Parmarion*-Gruppe (s. o. Textfig. 10, S. 98) oder bei *Ostracolethe* (S. 98). Solche Halbnacktschnecken zeigen aufs schärfste, daß die Resorption zuerst den Kalk ergreift und zuletzt das Periostracum, und daß bei diesem wieder der Vorgang an den Stellen einsetzt, die am tiefsten in den Körper eingesenkt sind. Das wird am klarsten da, wo eine Mantelkante eine scharfe Grenze setzt zwischen der oberen und unteren Schalenhälfte. Die obere sieht aus dem Mantelloch heraus, das sich erweitern kann nach Belieben, die untere wird ständig von Mantelteilen umgeben, die mit dem übrigen Körper in ununterbrochenem Kontakt sind und der Atmosphäre nicht exponiert werden. Da liegt es wohl nahe, anzunehmen, daß im oberen Schalenteile (respiratorische) Kohlensäureausscheidung die Ablagerung von Calciumcarbonat bewirkt, während in der Tiefe der Phosphorsäuregehalt des Blutes das abgelagerte Carbonat wieder in das lösliche Diphosphat zurückverwandelt, vermutlich in Zeiten, wo der Kalk zu anderer Funktion gebraucht wird, wie in der Fortpflanzungsperiode (s. u.). Daß bei *Ostracolethe* und den Janelliden der Kalk gerade in der Umgebung der Mantelorgane erhalten bleibt und verstärkt wird, mag wohl ebenso auf die respiratorische Kohlensäureabgabe in der Lunge oder auf die beim Schlage des Herzens gebildete zurückgeführt werden. Wodurch schließlich bei den inneren Schalen auch das Conchin des Periostracums resorbiert wird, ob durch die Phosphorsäure oder eine andere Substanz, bleibt zunächst dunkel; nur auf die Parallele, welche durch die Resorption der Spermatophorenhülse in der Bursa copulatrix gegeben ist (s. u.), mag hingewiesen werden.

Die Fingerzeige für künftige Arbeiten müssen leider hier genügen.

Mechanische Bedingungen der Schalenbildung.

Daß die Pulmonatenschale der logarithmischen Conchospirale folgt, hat Naumann an *Planorbis* bewiesen. Keferstein hat das Beispiel ausführlich aufgenommen (S. 1181—1183). Es fragt sich, ob sich dafür eine mechanische Erklärung findet. Da hat Kappers neuerdings eine merkwürdige Beobachtung gemacht. Beim Erstarren von Paraffin sah er Gestalten entstehen, die mit Mollusken- und Brachiopodenschalen auffallende Ähnlichkeit haben. Er suchte nach Parallelen in der Struktur, die er nicht nur in den Molluskenschalen, sondern z. B. beim geschmolzenen Schwefel findet. Hier bilden sich bald Sphärokristalle, bald normale Kristalle, bald solche, die sich beim Festklemmen der Enden krümmen und winden. Entsprechende doppeltbrechende Kristalle zeigt auch das Paraffin. Weiter wird man aber im Vergleich mit der Schneckenschale kaum gehen dürfen. Und selbst wenn man einen sehr nahen Zusammenhang zugeben will, wird zunächst die merkwürdige Frage auftauchen, ob

die Form des Gehäuses durch die Kristallisation bestimmt wird und sekundär die Form des Intestinalsackes bestimmt, oder ob die Form des Tieres das Primäre ist. Vorläufig stellen sich die Anschauungen der Morphologen noch durchweg auf den letzteren Standpunkt. Jedenfalls ist die Perspektive im Auge zu behalten.

Weit unmittelbarer sind die Aufschlüsse, die Biedermann durch mikrochemische Experimente im Anschluß an die früheren von Harting erhielt. Ohne sie im einzelnen zu schildern, gebe ich nur die wichtigen Resultate. Durch modifizierte Einwirkung löslicher Kalksalze, wie $CaCl_2$ und kohlensaurer Alkalien, zunächst Natrium, entstanden, soweit es hier in Betracht kommt, die Rhomboederdrusen der Nacktschneckenschale, sowie Sphärite, die allerdings zunächst größer waren, als die des Schneckenhauses, aber beim Weiterwachsen am Rande in die echten Sphärite und Stalaktiten übergingen, ferner die obenerwähnten wetzsteinförmigen Körperchen. Aus dem Blute von *Helix pomatia* gewann er Kristalle von Gaylussit, $Na_2Ca(CO_3)_2 + 5H_2O$. Mit Kalium entstanden Doppelsalze, die leicht zersetzlich und umkristallisierbar waren. So nahe diese Versuche bereits den Strukturen der Pulmonatenschale kamen, so wurde die Übereinstimmung noch viel größer, wenn zum Calciumcarbonat Phosphorsäure gebracht wurde. Abgesehen von den Prismen der Lamellibranchienschale, bildeten sich täuschend die Scheibchen und Körner der wachsenden *Helix*-Schale, sowie echte Stalaktiten. Von den Regenerationsstellen ließen sich allerdings nur die polygonalefelderten Außenschichten gewinnen, nicht aber der Übergang zur definitiven Struktur, der wohl unter dem direkten Einfluß des Mantels steht. Schließlich bildeten sich sogar die Platten aus, in denen die Stalaktiten gruppiert sind, mit ihrer Fibrillenstruktur. Für die verschiedene Richtung der Schichten sind wohl Zugkräfte maßgebend, die vom Tier ausgehen und sich schwerlich nachahmen lassen. Und ich möchte darauf hinweisen, daß für den Zug, theoretisch wenigstens, eine Erklärung sich leicht bietet. Wenn der Mantelrand von den Kalksäckchen aus die Stalaktiten der Länge nach anordnet, dann werden die peristaltischen Bewegungen des Darmes der bauenden, also aktiv tätigen und fressenden Schnecke die untersten, dem Intestinalsack unmittelbar anliegenden Kalkteile gewissermaßen der Quere nach auswalzen.

Die Versuche Biedermanns zeigen die Bedeutung der Phosphorsäure und der Alkalien; sie lehren, daß die organische Grundlage, die in den Kalkschichten der Gastropodenschale so minimal ist, bei der Bildung ganz unerheblich ist. Er meint ferner, daß die zuerst angelegten Phosphatplättchen wieder gelöst und durch ein anderes Secret ersetzt würden, wiewohl dieser Punkt die meisten Schwierigkeiten macht, ebenso, daß die Verschiedenheiten, die sich in den Anwachsstreifen aussprechen, auf geringen Differenzen der Secrete beruhen. Auf jeden Fall hat er den Nachweis, daß sich der Schalenkalk mit seiner komplizierten Struktur

mechanisch auf anorganischem Wege bildet, auf experimentellem Wege bis zu hoher Vollkommenheit durchgeführt.

Von einer ganz anderen Seite, aus der Natur heraus, betrachtet Dall (1365) die Verschiedenheiten der Schale bei den Landschnecken von den Galapagos. Sie hängen zusammen mit der hypsometrischen Gliederung der Inseln. Auf die untere trockene, sterile Zone folgt eine pflanzenreiche, mit Gebüschen und Bäumen, und zu oberst Grasland, wie wir es bereits durch Darwin erfahren haben. Die *Bulimulus* der unteren Zone nehmen vorwiegend eine gestreckte, schmale Form an, um sich in den Ritzen der Lava, der sie außerdem in der Färbung sich anpassen, verkriechen zu können. Wichtiger ist aber eine charakteristische Änderung der Schalenskulptur, welche auf breiterer Grundlage im Zusammenhang mit den trockenen und salzreichen Gegenden des westlichen Nordamerikas und zugleich mit deren recenten und fossilen Landgastropoden untersucht wird und, wie Dall mit Recht bemerkt, eines der besten Beispiele bildet für die Beteiligung äußerer Bedingungen an der Umwandlung der Organismen und der Artbildung. Die Bedingungen sind einmal Perioden plötzlicher Trocknis vor dem normalen Eintritt der Trockenzeit, welche die Schnecke in einem unfertigen Zustande überraschen, und sodann, mit jenen zusammen, die Einwirkung feiner Salzstäubchen (in dem weiteren Sinne von Alkalien überhaupt). Sie treffen auf einen Mantelrand, der noch im Begriffe ist, am Periostracum weiter zu bauen, während die Mantelfläche dahinter die Kalkabscheidung besorgt. Vorzeitige Trocknis bewirkt gewissermaßen Schrumpfung des Mantelrandes, der nun das Lumen der Schale nicht mehr völlig ausfüllt. Daraus resultiert nicht nur eine unregelmäßig verengerte Mündung, sondern auch verschiedene Kalkschwielen an der Spindel und am äußeren Mundsaume. Schwächere Grade der Trocknis sind verbunden mit stärkerer Absonderung des Conchin bildenden Mantelrandes, der sich der Secrete entledigt; die stärkste Steigerung erfolgt an den Stellen, die schon vorher am meisten secernierten, d. h. an den Kreuzungspunkten von verdickten Längsrippen und von queren Zuwachsstreifen; hier bilden sich kurze Haare aus, welche demnach eine Folge von Trocknis darstellen. Salzstäubchen (im Übermaß tödlich) bewirken nur lokale Schrumpfung, und diese bekundet sich in einer unregelmäßigen Runzelung der Schale, als wenn man mit einer Nadelspitze feine Eindrücke gemacht hätte. Ein infolge von Salz und Trocknis übermäßig geschrumpfter Mantel bedingt abnormes Gewinde, als Zeichen von Degeneration und schließlichem Erlöschen. Alle diese Dinge lassen sich sowohl geologisch verfolgen wie innerhalb der lebenden Art; die ersten Umgänge pflegen glatt zu sein, dann tritt die regelmäßige Skulptur auf, und erst zuletzt gesellt sich die unregelmäßige dazu, mit allmählichem Vordringen gegen die Gehäusespitze hin und Festigung durch Vererbung. Auf den Galapagos beschränken sich diese Beobachtungen auf die untere oder obere Zone, wo die Schnecken am Boden leben und den aus der

Lava ausgewitterten Salzen ausgesetzt sind, und werden am genauesten an (*Bulimulus Simrothi*) geschildert. In der mittleren Zone leben die Schnecken vorwiegend an den Gesträuchen. Auf solchen Aufenthalt ist die Loslösung des Mundsaumes vom übrigen Gewinde zu schieben, wenn die erwachsene, durch Eier beschwerte Schale nach unten zieht, wie bei *Holospira, Cylindrella, Cyclostoma, Clausilia.*

Die Skulpturänderungen vom Apex bis zur Mündung verfolgt Dall weiter an den Schnecken von Fernando Noronha und St. Helena und kommt zu ganz ähnlichen Resultaten, an Bulimiformen und Succineen in Bezug auf Runzelung, bei den ersteren auch in Bezug auf Gaumenfalten. Ebenso auffallend ist es, daß alle Endodonten mit Gaumenfalten von Inseln stammen u. dgl. mehr.

Abhängigkeit der Kalkabscheidung von inneren und äußeren Bedingungen. Epiphragma.

Es bedarf kaum des Hinweises, daß die Schale derselben Schneckenspecies dicker und kalkiger wird, wenn sie auf Kalkboden lebt, als wenn sie vom Urgebirge stammt. Das gilt sowohl für unsere *Helix*-Arten, als für den *Limax arborum* nach Leydig. Freilich sind wir weit davon entfernt, behaupten zu können, daß und in welchem Grade die Abhängigkeit des Schalenkalks vom Bodenkalk für alle Pulmonaten zutrifft. Bisher hat sich die Beobachtung auf die Formen beschränkt, an denen die Erscheinung auffiel. Sie wird wohl am schärfsten beglaubigt durch den Kalkhunger, welcher die Schnecken auf solchem Boden treibt, leere Gehäuse toter Kameraden zu benagen. Meiner Erfahrung nach geschieht das nur von der Innenseite her, also von der Kalkschicht aus, z. B. bei den Tacheen des nordportugiesischen Granitgebietes. Immerhin sieht man den Vorgang nicht allzu häufig, und die Hauptmasse des Kalks wird wohl mit pflanzlicher Nahrung aufgenommen. Selbst unmittelbares Benagen von Kalksteinen, etwa von Mörtelstücken auf Urgebirge, beobachtete Barfurth sowohl bei der Weinbergschnecke als bei *Arion empiricorum.*

Den experimentellen Nachweis des Zusammenhanges führte Moynier de Villepoix, indem er eben ausgeschlüpfte *Helix aspersa* mit einem Gehäusedurchmesser von 2—4 mm vom August bis Dezember verschiedenen Bedingungen unterwarf. Die eine Gruppe bekam gewöhnliches Futter, die andere wurde mit Salat ernährt, der kalkfrei aufwuchs (die Nährsalze bestanden aus KCl, KNO_3, K_2SO_4, NH_4Cl und Na_2CO_3). Am Ende des Versuchs waren von den kalkfrei ernährten Schnecken viele eingegangen, die überlebenden hatten einen mittleren Schalendurchmesser von 8 mm erreicht. Die anderen hatten keine Verluste erlitten und hatten eine Schale von 11,3 mm Durchmesser im Mittel, gerade wie ihre Geschwister in der freien Natur. Die Schale des ersten Satzes war farblos, weich und durchscheinend, die des zweiten hart, kalkreich, rötlich mit braunen

Rändern. Das Mikroskop zeigte, daß in den zarten Schalen der Kalk zwar nicht fehlte, aber nur schwach abgelagert war. Die histologische Analyse des Mantels ergab interessante Differenzen. Alle Einzelheiten der normal ernährten Tiere waren normal, bei den mit kalkfreier Nahrung erzogenen war nur die Rinne mit den Globuligendrüsen unverändert; die Zellen der Bandelette waren wohl verlängert, aber beinahe auf ihre verlängerten Kerne reduziert, und die bewiesen durch den Mangel an Granulationen ihre geringe Aktivität. Das Epithel des Intestinalsacks (X, 7) war niedriger und in jeder Hinsicht kümmerlicher als das normaler oder gar in gesteigerter Schalenregeneration (s. o.) begriffener Tiere, ja als das von Tieren, die der Winterruhe entnommen waren. Es hatten mithin deutlich die kalkabscheidenden Epithelien gelitten.

Der Versuch beweist also, daß der Kalk der Schale vom Kalkgehalt der Nahrung abhängt, aber nicht absolut. Denn etwas Kalk wird trotz der völligen Unterbindung der Zufuhr monatelang abgeschieden. Er kann nur aus inneren Vorräten stammen. Und dafür, daß solche verwendet werden und zwar in der Form des Phosphates, liegen genügende Anhaltspunkte vor, allerdings leider noch nicht mit genügend scharfer Durcharbeitung. So bemerkt Biedermann, „daß gerade zur Zeit des Wachstums die Gewebe des Mantelrandes (bei *Helix*) außerordentlich reich sind an phosphorsaurem Kalk, wie sich leicht auf mikrochemischem Wege mittels Kalilauge feststellen läßt". Barfurth dagegen verlegt den Kalkreichtum des Mantels in den Herbst, wenn das Epiphragma abgeschieden wird. Vor allem aber ist Barfurths Nachweis wichtig, daß bei *Helix* der in den Kalkzellen der Leber aufgespeicherte phosphorsaure Kalk bei der Schalenneubildung Verwendung finden kann, wie sich nicht nur bei der Abscheidung des besonders phosphatreichen Winterdeckels, sondern auch bei der Reparation von Gehäuseverletzungen zeigt.

Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Körnern von Calciumphosphat geradezu vollgepfropft; je näher der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen als auch der in ihnen liegenden Kalkkörner ab. Barfurth hat sich von dieser Tatsache nicht nur mit dem Mikroskop, sondern auch durch quantitative Analyse überzeugt. Die Bestimmung des Aschengehaltes der bei 100° C. getrockneten Leber der Weinbergschnecke ergibt zu verschiedenen Jahreszeiten sehr beträchtliche Schwankungen. Er beträgt bei eingedeckelten Tieren mitten im Winter 10,26%. Sobald aber die Schnecken im Frühjahr den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapid. Barfurth fand im Mai 20,24%, im September 25,72% Asche in ihrer Trockensubstanz. Im Herbste unmittelbar nach dem Eindeckeln sinkt er enorm herab, auf etwa 10%. Daher liegt die Vermutung nahe, daß der Verlust mit der Bildung des Epiphragmas unmittelbar zusammenhängt. Sie gewinnt an Wahrscheinlichkeit, durch den besonderen Reichtum des Epiphragmas an

Calciumphosphat gegenüber der Schale. Die entsprechende Analyse Wickes hat bereits Keferstein aufgenommen und nachher Doering bestätigt. Sie lautet für *Helix pomatia*:

	Epiphragma	Schale
Kohlensaurer Kalk	86,75	96,07
Kohlensaure Magnesia	0,96	0,98
Phosphorsaure Erden	5,36	0,85
Phosphorsaures Eisenoxyd . .	0,16	
Kieselerde	0,35	1,15
Organische Substanzen	6,42	0,95
	100,00	100,00

Doering fand im Epiphragma 5,867 %, Barfurth 3,83 % Calciumphosphat. Selbst die letzte Analyse mit dem Mindestwerte zeigt noch das hohe Übergewicht. Da nun im Mantelwulst für gewöhnlich kein Calciumphosphat, sondern nur das Carbonat sich findet und nur im Herbst vor dem Eindeckeln der Phosphatgehalt steigt, so wird Barfurths Schluß, daß der Kalk des Epiphragmas aus der Leber stammt, aufs beste gestützt, um so mehr, als das Calciumphosphat des Winterdeckels quantitativ mit dem in der Leber vor der Bildung des Epiphragmas nahezu übereinstimmt und die Leber unmittelbar nach dieser Periode außerordentlich arm daran ist.

Barfurth hat aber auch experimentell bewiesen, daß ein Zusammenhang zwischen dem Calciumcarbonat der Schale und dem Calciumphosphat der Leber besteht. Denn der Gehalt an letzterem sinkt, wenn man während der guten Jahreszeit durch Schalenverletzung die Schnecke zu Neubildung und damit zu gesteigertem Kalkverbrauch im Mantel zwingt. „Während bei normalen Sommertieren die Mineralbestandteile der Leber 25,72 % der Trockensubstanz ausmachten, betrugen sie bei vier Tage vorher operierten Tieren nur noch 16,99 %.“ Dazu ergaben Kontrollversuche, daß das Absinken des Aschen- und damit des Kalkgehaltes nicht auf das Fasten der Versuchstiere zu beziehen ist. Wenn Barfurth noch der Meinung war, für die Schale würde hauptsächlich der kohlensaure Kalk der Kalkdrüsen verwendet, so ist diese nicht nur durch Biedermanns Untersuchungen als falsch erwiesen, welche die Phosphatnatur der ersten Ablagerungen dartaten, sondern auch durch die Tatsache, daß die Kalkdrüsen im Mantelwulst einer bauenden Schnecke unverändert fortbestehen und ihren Kalk dem Schleim beimischen, während sie andererseits in den Epithelien, welche den Schalenkalk liefern, d. h. in der Bandelette und dem Überzug des Intestinalsacks, überhaupt fehlen. Es bleibt mithin in erster Linie das Calciumphosphat der Leber das Reservematerial, aus dem die Schnecke nach Bedarf ihr Calcium für die Schale und das Epiphragma entnimmt. Wahrscheinlich kommen in zweiter Linie auch alle die Kalkablagerungen im Bindegewebe und an den Gefäßen (s. u.) in Betracht, die vorzugsweise

aus dem Carbonat bestehen, im Sinne von Sempers Auffassung, daß sowohl die Leber wie das Bindegewebe „als eine kalkführende Vorratskammer anzusehen sei, die in Zeiten der Not und des Mangels von ihren aufgespeicherten Schätzen hergeben muß zum Gedeihen des Besitzers“. Denn die Annahme, daß dem Kalk eine Aufgabe zufalle für die Festigung der Haut, daß ferner bei Nacktschnecken die Haut besonders kalkreich werde als Schutz gegen die Unbilden des Winters, wofür bisher noch keine analytischen Unterlagen gegeben sind, stehen doch auf schwachen Füßen, schon wegen des äußerst verschiedenen Kalkgehaltes benachbarter Arten, wie *Agriolimax agrestis* mit dem starken Kalkgehalt im Schleim und *Agriolimax laevis* ohne solchen; das sind aber zwei Arten, die oft genug unter denselben Bedingungen zusammenleben. Mir wenigstens scheint der Selectionswert des Kalks in der Haut namentlich der Nacktschnecken sehr gering, wenn auch selbstverständlich eine phyletische Abhängigkeit vorhanden sein wird, so zwar, daß bei *Agr. agrestis* der stärkere Kalkgehalt auf höherer Wärme und Trocknis seines Schöpfungsgebietes beruht; denn diese Faktoren begünstigen den Niederschlag des einfach kohlensauren Kalkes überall in der Natur. Untersuchungen über die Umlagerung des Calciumcarbonates, die zweifellos vorkommen, fehlen noch durchaus, für die Nackt- so gut wie für die Gehäuseschnecken. Vorläufig kann man, wie es scheint, nur mit der Phosphorsäure des Blutes oder der Hämolymphe rechnen, und auch da ist es noch schwer genug zu verstehen, unter welchen Bedingungen das schwerlösliche $Ca_3P_2O_8$ oder das leichtlösliche Diphosphat oder Superphosphat $CaHPO_4$ erzeugt wird. Jenes muß in den Kalkzellen der Leber, dieses im Blute angenommen werden.

Leichter verständlich ist es, wie aus dem letzteren die Kohlensäure das einfache Carbonat niederschlägt. Dafür scheint die Respiration verantwortlich, sowohl die der Haut, wie im Gewebe die der Muskeln. Denn die Kalkablagerungen des Bindegewebes dürften sich, wenigstens vorwiegend, auf die Nachbarschaft der Muskulatur beschränken, und es wäre zu prüfen, ob das gleichzeitige Vorkommen von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, das André in der Fußdrüse fand (s. o.), von der näheren oder ferneren Nachbarschaft des Muskelgewebes bedingt wird. Der Mangel stärkerer geweblicher Atmung in der Leber erklärt es auch, warum in ihr nicht das Carbonat, sondern das Phosphat aufgespeichert wird,

Unter denselben Gesichtspunkt fällt aber auch der Phosphorgehalt im

Epiphragma.

Noch immer ist sein Gehalt an Calciumcarbonat hoch, und er mag zum Teil aus den Kalkdrüsen stammen, die ihr Secret für gewöhnlich dem Deckel beimischen, auch bei der Abscheidung eines durchsichtigen trockenen Schleimdeckels besonders in der Umgebung des Pneumostoms, wo das Fenster ohne weiteres durch den weißen Kalk hervortritt. Wichtig ist aber die Angabe Wickes (s. Keferstein S. 1187), daß der phosphor-

saure Kalk besonders an der Innenseite des Epiphragmas und in einzelnen Wärzchen abgelagert ist. Dieser Umstand gibt einen wertvollen Wink. Der Winterdeckel ist das einzige Schalenstück, das nicht vom aktiven Tier gebildet wird, sondern vom ruhenden, das mindestens in den Ruhezustand überzugehen sich anschickt. Damit aber wird die Atmung herabgesetzt, also die Kohlensäureabscheidung. Sie wird minimal, sobald die äußeren Lagen gebildet sind; die inneren stehen bereits unter dem Zeichen dieser Herabsetzung. Daraus folgt von selbst, daß für die Umsetzung des zuletzt abgeschiedenen Phosphats die respiratorische Kohlensäure fehlt, daher das letzte Secret sich unverändert als Calciumphosphat erhält. Diese Übereinstimmung der analytischen Tatsachen mit den biologischen bildet ein erfreuliches Argument für die oben vorgetragene Auffassung, daß in der Schale die Umsetzung des abgeschiedenen Phosphats in das Carbonat lediglich auf der von der Haut ausgeschiedenen Kohlensäure beruht.

Endlich aber dient dasselbe Argument zum Beweis, daß das Epiphragma trotz der Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung doch auf dieselbe Bildung hinausläuft wie die Schale. Beide kommen zustande durch die Secretion eines löslichen Calciumphosphats, und der Grad der Umwandlung in das Carbonat hängt lediglich von dem Grade der Aktivität ab, in welchem das Tier bei der Abscheidung sich befindet.

Ich erblicke in diesen Verhältnissen eine weitere Stütze für die oben vorgetragene Auffassung, wonach das Epiphragma ein ebensolches Produkt ist, wie die Schale, daher es sich ebenso mit dem Fuße dauernd zum Operculum verbinden konnte, wie jene mit dem Mantel.

Noch mag hier bemerkt werden, daß nicht nur die Bildung des Epiphragmas im Herbst, sondern auch dessen Abstoßen im Frühjahr mit einer Abscheidung von seiten des Tieres verbunden sein dürfte. Wenigstens sieht man es sich zunächst am Rande ablösen, was wohl nur auf chemischem Wege bewirkt werden kann.

Abhängigkeit der Schalenfärbung vom Licht.

So sehr es auch fest steht, daß namentlich bei den Gehäuseschnecken der Reichtum an bunten Farben zunimmt mit der Annäherung an den Äquator, so sehr fehlt uns das Verständnis für die näheren Beziehungen. Das Grün in der Schale vieler Chloräen ist z. B. noch gar nicht untersucht. Die Abhängigkeit vom Sonnenlicht scheint daraus hervorzugehen, daß Schnecken, die im Dunklen und im Feuchten leben, was beides meist, in unserem Klima wenigstens, zusammenhängt, eine gar nicht oder nur schwach gefärbte Schale haben, wie die Vitrinen, Hyalinen, *Vertigo*, *Carychium* usw. Dasselbe gilt von den Basommatophoren des Wassers. Bei allen diesen scheint die Färbung, wenn sie vorhanden, sich auf das Periostracum zu beschränken, während der Kalk ungefärbt bleibt.

Der einzige Versuch, der in dieser Hinsicht angestellt worden zu sein scheint, stammt von Moynier de Villepoix. Er nahm ganz junge *Helix*

aspersa mit 2—4 mm Schalendurchmesser und verteilte sie in verschiedene Flaschen. Diese wurden in weitere Gläser gesetzt und die Zwischenräume mit farbigen, möglichst monochromatischen Flüssigkeiten gefüllt. Für Blau, Rot und Grün dienten Anilinfarben, für Gelb Kaliumdichromat. Kupferoxydammoniak war auszuschließen wegen der Ammoniakdämpfe. Schwarze Deckel reichten bis zu den bunten Flüssigkeiten herab. Zur Kontrolle dienten Schnecken, die unter einer farblosen Glasglocke gehalten wurden. Eine letzte Gruppe endlich kam in einen völlig dunklen Raum. Die Tiere wurden von Anfang August gleichmäßig ernährt, indem das Futter nur abends beim Schein einer Lampe oder Kerze erneuert wurde. Das Ergebnis war auffällig genug. Die Tiere, die im Dunkeln gehalten wurden, gingen bald ein. Die übrigen wuchsen gleichmäßig heran bis zu 10 bis 12 mm Schalendurchmesser. Die in der hellen Glocke bei vollem Sonnenlicht aufgewachsenen hatten die Schale annähernd so kräftig gefärbt und gezeichnet, wie die in voller Freiheit gebliebenen. Alle übrigen hatten eine völlig unpigmentierte Schale von der gelblichen Farbe des Conchins. Die Tiere selbst dagegen waren so pigmentiert und gezeichnet wie die in Freiheit lebenden.

Daraus scheint also hervorzugehen, daß zum Gedeihen der Tiere das Sonnenlicht unerläßlich ist, daß aber nur das volle, weiße Sonnenlicht die Schalenfärbung zu erzeugen vermag. Umgekehrt ist die Färbung des Tieres vom Sonnenlicht unabhängig.

Die Ergebnisse stimmen mit den oben skizzierten Färbungen der Nacktschnecken insofern überein, als für die Pigmentierung dieser Tiere nicht das Licht, das sie wenig aufsuchen, maßgebend ist, sondern in erster Linie die Wärme. Das Schalenpigment dagegen, das aus dem Mantelepithel stammt und nicht aus den Bindegewebsschichten des Integuments, ist ein Produkt des Sonnenlichts. Ähnlich waren die Ergebnisse für die Schalen pelagischer Prosobranchierlarven. Es bleibt zu untersuchen, welcher Zusammenhang weiterhin besteht zwischen der dem Epithel entstammenden Schalenfärbung und den Cutispigmenten. Denn daß ein solcher nicht ausgeschlossen ist, haben Moynier de Villepoix und Distaso bewiesen durch die Zusammenlagerung des die Bänder der Schale liefernden Epithels und der tiefer liegenden Farbstoffe bei den Tacheen (s. o.).

Schließlich kann darauf hingewiesen werden, daß dunkles Pigment an der Innenseite der Schale, wie wir es bei Wüstenschnecken finden, nur unter einer im übrigen rein weißen Schale liegt, also unter dem Einfluß des vollen weißen Sonnenlichtes zu stehen scheint, ein Resultat, das mit den Experimenten des französischen Autors im besten Einklang stehen würde.

III. Die Sinneswerkzeuge.

Das einzige Sinneswerkzeug, das durch die ganze Reihe der Pulmonaten fast unverändert hindurchgeht, ist das sogen. Ohr, von dem es wenigstens mit einiger Sicherheit anzunehmen ist, daß es eine Statocyste

ist und zur Wahrnehmung des körperlichen Gleichgewichtes dient; die Sicherheit wird erhöht durch den Umstand, daß es keine sessilen Lungenschnecken zu geben scheint, wiewohl auch noch Vorsicht des Urteils am Platze ist. Das Auge, in seiner Leistung nahezu unbekannt, kann besonders bei Formen, die unterirdisch leben, rudimentär werden, während es auf der anderen Seite die auffälligsten Komplikationen erwerben kann, nach Struktur und Lage. Dabei scheint die ganze Haut nach Exstirpation der Gesichtswerkzeuge durch ihre dermatoptische Funktion befähigt, beinahe vollen Ersatz zu leisten. Das Gefühl sitzt wohl in der ganzen Körperoberfläche, aber nicht in der Modifikation des Drucksinnes ist das Getast entwickelt, sondern jede stärkere Berührung wird, mit Ausnahme der Sohle, ängstlich gemieden. Der Geruch mag ebenso in der ganzen Haut sitzen, als er in besonderen Organen sich steigert. Die aber können wechselnd genug sein; bald sind es die Tentakelknöpfe, bald besonders umgestaltete Fühler mit Taschen oder Drüsen, bald Osphradien im Eingang der Lunge, bald tiefer darin, bald, wie es scheint, außerhalb des Pneumostoms, und diese Osphradien können die allerverschiedenste Gestalt haben als freie Leisten oder als eingesenkte Trichter und Röhren. Der Geschmack sitzt vermutlich am oder im Munde, aber wir wissen ihn kaum gegen den Geruch abzugrenzen, und es fehlt nicht an Andeutungen, daß nicht nur der Mundeingang selbst, sondern ebenso die Mundlappen oder Lippenfühler und selbst die vorderen Fußteile sich beteiligen. In der Haut können Konzentrationen vorkommen in Sinneshügeln, die wieder den Übergang zu Riechleisten vermitteln, ja solche Organe finden sich am Hinterende des Mantels in dem Kanal, der in die Schalentasche der Nacktschnecken führt. Ja noch mehr, dieses Organ senkt sich bei den Janelliden in die Tiefe und schließt sich zum Bläschen ab, ohne Zusammenhang mit der Oberfläche, in seiner physiologischen Bedeutung vollkommen rätselhaft. Zu allem diesen kommt ein fein ausgebildeter Temperatursinn sowie eine hohe Empfindlichkeit gegen den Wassergehalt der Luft bei den Landschnecken.

Morphologisch drängt sich die Tatsache auf, daß nur ein einziges Organ konstant von den Cerebralganglien aus innerviert wird, das Ohr nämlich, zufälligerweise dasselbe, von dem diese wichtige Beziehung bei seiner Verlagerung an die Pedalganglien zu allerletzt erkannt wurde. Schließlich fällt diese Seite nicht sehr ins Gewicht, denn eine Schnecke, die sich ins Gehäuse zurückgezogen hat, bietet den Einflüssen der Außenwelt nur den Mantelrand dar.

Wie dem auch sei, die Sinne der Pulmonaten sind ein wahrer Proteus an Vielseitigkeit und Verschwommenheit, meist mit Ausnahme der Statocyste, beinahe von einem embryonalen Mangel an Ausprägung, wobei es nur auffällt, daß jede noch so geringe Stufe der Differenzierung mit Zähigkeit festgehalten wird.

In mancher Hinsicht kann man einen prinzipiellen Unterschied zwischen Land- und Wasserformen machen: die Landschnecken geben

ihren Tentakeln eine höhere Ausbildung, die schon durch die Fähigkeit des Rückzuges anatomisch gekennzeichnet wird, ebenso bringen sie ihre Augen, sofern nicht Anpassung an Dunkelheit eine Rudimentation bewirkt, auf eine höhere Stufe, während die Basommatophoren geradezu den Weg der Rückbildung betreten zu haben scheinen. Doch sind die Unterschiede im ganzen nicht bedeutend.

Das Gefühl.

Bei der Unmöglichkeit, die Qualitäten der Sinneseindrücke in der Haut genügend auseinander zu halten und die physikalische Seite, d. h. das Getast, von der chemischen, den Geruchs- und Geschmacksempfindungen genügend zu trennen, bleibt kaum etwas anderes übrig, als einerseits die morphologischen, andererseits die biologischen Tatsachen zusammenzustellen und mit den relativ reichen Untersuchungen über die Histologie der sensitiven Nervenendigungen in Verbindung zu bringen. Von der allgemeinen Grundlage aus sind dann die Übergänge zu den Sondergebieten zu verweisen.

Morphologische Lokalisierung und Sonderung.

Man kann zwischen schärfer abgesetzten und mehr verschwommenen Lokalisationen unterscheiden. Zu letzteren gehört

die Sohle.

Plate hält des in der Sohle vorkommenden gangliösen Nervennetzes wegen die Soleolae der Soleoliferen für feine Tastwerkzeuge, ein durchaus zweifelhafter Punkt, da die anatomische Struktur ebensogut auf die Lokomotion bezogen werden kann. Die Aulacopoden unter den Lissopoden sprechen um so mehr für die letztere Auffassung, da das entsprechende Gangliennetz sich vorwiegend über dem locomotorischen Mittelfeld ausbildet (s. u.). Im allgemeinen muß der Vorderrand der Sohle als ein bevorzugtes Sinneswerkzeug gelten, aber, wie es scheint, in sehr verschiedenem Sinne. Einmal scheint die Berührung dieser Stelle, wenn sie frei in der Luft war, mit einem Fremdkörper die locomotorischen Wellen auszulösen, so daß die Tastempfindung klar hervortritt, bei den Limnäen aber soll derselbe Vorderrand in den Dienst der Geschmackswahrnehmungen treten (s. u.). Von erhöhter Empfindlichkeit erscheint wohl der Sohlenrand namentlich da, wo er durch eine Suprapedalrinne scharf abgesetzt ist. Doch fehlt hier der Nachweis reicherer Innervierung, wenigstens beinahe (s. u.).

Die Fühler.

Die allgemeine Form und Verbreitung ist oben angegeben. Für die lissopoden Stylommatophoren kann es als Gesetz gelten, daß die beiden Paare der einstülpbaren Tentakel, soweit sie vorkommen, durchaus denselben Bau haben, wozu nur bei den Ommatophoren das Auge tritt. Eine besondere Beachtung verdienen indes die Janelliden und die Soleoli-

feren, schon um deswillen, weil bei ihnen der Zusammenhang ihrer Muskulatur mit einem Columellaris fehlt. Dazu kommt die Schwierigkeit der Homologisierung insofern, als die vorderen, unteren Fühler nach Sarasins als Sonderungen des dritten Tentakelpaares oder der Mundsegel der Lissopoden betrachtet werden. Man könnte also die Tentakel schlechtweg auf zwei Paare zurückführen, die echten Tentakel und die Lippensegel. Dann wäre das zweite Paar, d. h. die unteren, vorderen kleineren Fühler als letzte Neuerwerbung anzusehen. Das stimmt zu den Verhältnissen der Basommatophoren, welche außer den Mundsegeln durchweg nur ein Paar Fühler besitzen, soweit sie nicht ganz fehlen (*Gadinia*, *Siphonaria*)*). Die letzteren aber zeigen allerlei Sonderbildungen. Es dürfte also der phylogenetischen Folge vielleicht am besten entsprechen, wenn wir die beiden Kategorien besonders behandeln, die Kopf- und die Lippententakel, wobei freilich die kleinen unteren Fühler der Stylommatophoren beiden Kategorien als Übergangsglied zugeteilt werden können.

Die Kopftentakel.

Sämtliche lissopode Stylommatophoren bilden den scharfen Gegensatz zu den Basommatophoren durch die Einstülpbarkeit der Tentakel. Die Soleoliferen stellen sich zwischen beide. Während die Vaginuliden nur den Kopf zurückziehen unter die Mantelkappe, stülpen die Oncidiiden die Fühler ein bis auf *Oncis montana* und *Oncidina australis*, die nur die Spitze gegen die Basis einzuziehen vermögen, nach Plate. Die Einstülpung verlangt vielfach eine besondere

Muskulatur.

Bei den Stylommatophoren, welche die Verbindung der Fühlerretractoren mit dem Columellaris entweder noch nicht erworben oder wieder aufgegeben haben, findet sich eine Anzahl besonderer Muskeln, die aus dem benachbarten Integument entspringen. Man hat wohl anzunehmen, daß sie die ursprüngliche Anlage darstellen und erst nachträglich mit dem Spindelmuskel in Zusammenhang treten. Daraus würde folgen, daß solche Muskeln auch da, wo sie neben dem entsprechenden Columellariszweig vorkommen, bei den Testacellen nämlich, derartige alten Reste sind, dem altertümlichen Charakter dieser Schnecken entsprechend. So beschreibt Plate, welcher die Fühlermuskeln einer Anzahl von *Testacella*-Arten in ähnlichem Sinne verfolgt wie ich (s. o.), der dabei noch auf die allmähliche Verstärkung des linken Muskels infolge der durch die Genitalien bewirkten inneren Asymmetrie hinweist, zwei feine Bündel,

---

*) Man möchte hier betreffs des Fühlermangels ein Fragezeichen anbringen. Bei *Siphonaria* wurden die Augen verschiedentlich übersehen, nach Köhlers Angabe vermutlich wegen ihrer versteckten Lage; sie können retrahiert werden und liegen dann am Boden einer Tasche. Daraus scheint zu folgen, daß sie beim Hervorstrecken auf die Spitze einer Hervorragung, eines Tentakels kommen.

Protractoren, „welche am Hinterende des eingestülpten Fühlers entspringen und sich an dem Kopfintegument neben der Mundöffnung inserieren. Der eine begleitet die obere, der andere die untere Fläche des zugehörigen Fühlers. Das Hervorstülpen derselben ist demnach nicht ausschließlich Folge des gesteigerten Blutdrucks“.

Bei den Janelliden wird das Tentakel durch verschiedene Muskeln bewegt, die aus dem umgebenden Integument entspringen. Als höchste Gliederung kann wohl die von *Triboniophorus* gelten, bei dem Pfeiffer vier Retractores posteriores und zwei Retractores anteriores unterscheidet.

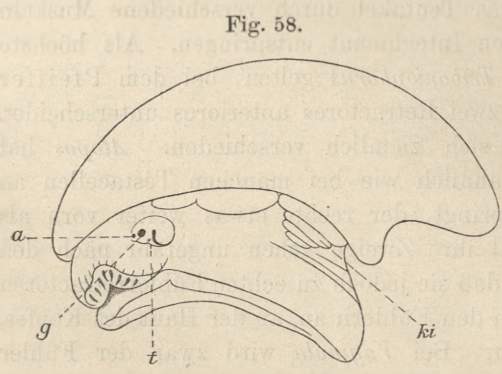
Die Soleoliferen verhalten sich ziemlich verschieden. *Atopos* hat jederseits einen Retractor, der ähnlich wie bei manchen Testacellen an der seitlichen Sohlengrenze entspringt, der rechte etwas weiter vorn als der linke. Sie gabeln sich, und ihre Zweige gehen ungefähr nach den beiden Tentakeln jederseits, ohne daß sie jedoch zu echten Fühlerretractoren würden; sie fassen vielmehr neben den Fühlern an, an der Haut des Kopfes, die sie im ganzen zurückziehen. Bei *Vaginula* wird zwar der Fühler ebensowenig eingestülpt, wie erwähnt, aber der Kopfretractor, aus mehreren schwächeren vorderen, und einem stärkeren, hinteren Bündel verschmolzen, geht doch unmittelbar zum Ommatophoren, dessen Retraction zugleich die des Kopfes bewirkt. So wenigstens bei *V. Leydigi.* Bei den Oncidien haben die Tentakel je einen kurzen Retractor, der am Boden der Leibeshöhle auf der Höhe des hinteren Pharynxendes entspringt und die Einstülpung besorgt (Plate). Er fehlt bei *Oncis montana* und *Oncidina australis* (s. o.), deren Fühler zwar auch hohl, aber hinten durch eine Muskelplatte geschlossen sind. Im inneren Hohlraum sieht man feine Muskelbündel zur Spitze ziehen, die sie einstülpen. Hier liegt ein Übergang zu den Basommatophoren vor. Die Vaginuliden bilden einen zweiten zu den Auriculiden insofern, als die Haut des Tentakels unter dem Zug der Muskulatur sich in Ringe oder Reifen zusammenschiebt, die nur die Spitze freilassen. Denn die Hauptmasse des Fühlers ist ein Hohlcylinder aus Längsmuskelfasern, die sich allmählich ins Epithel verlieren, ohne den Endknopf zu erreichen.

Form.

Die allgemeine Form der Kopftentakel s. o. Unter den Stylommatophoren zeigt wohl *Vaginula* in den Ommatophoren noch die meisten Differenzierungen, so gering sie sein mögen; der Querschnitt ist bald rundlich, bald abgeflacht elliptisch, bald mehr dreieckig, indem die mediale Seite sich abplattet und durch Kanten gegen die untere und obere Fläche absetzt. Wesentlich ist der rundliche Endknopf aller Stylommatophoren mit dem excentrisch gelegenen Auge, die von deutlicher Cuticula bedeckte Sinneskalotte nach Sarasins Bezeichnung. Sie birgt das große Ganglion des Tentakelnerven, neben dem der Augennerv, wie es scheint, überall gesondert dahinzieht. Unter den Basommatophoren ist eine nervenreiche

Anschwellung an der Außenseite der Basis von Bedeutung, als lappenartiger Vorsprung bei den Planorbiden, zur Tasche vertieft bei *Miratesta* und *Protancylus* und bei beiden von einem tassenförmigen Ganglion umfaßt (XII 1). Hier haben wir also eine zweite Lokalisierung der Sinneswahrnehmung, die auf dem Lande nur der Fühlerspitze zukommt.

Fig. 58.



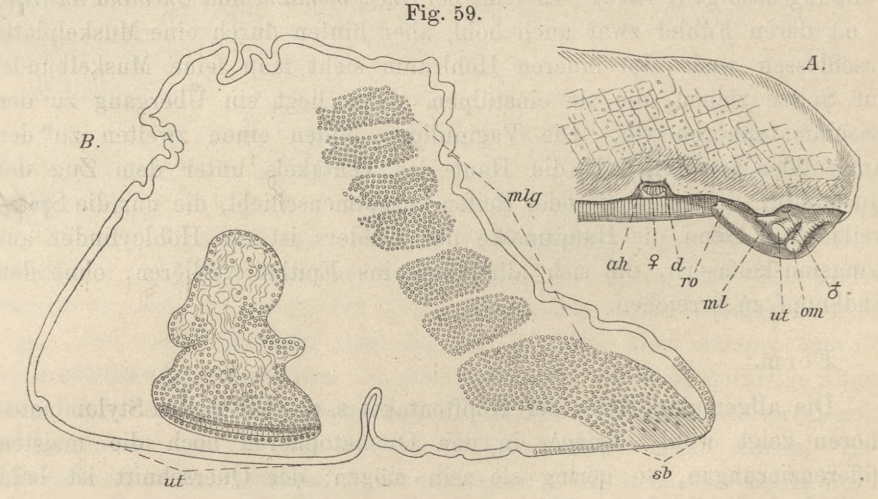
Protancylus adhaerens Sar. *a* Auge. *g* kontrahierte Fühlergeißel. *ki* Kieme. *t* Fühlertasche. Nach Sarasin.

Die unteren oder vorderen Fühler der lissopoden Stylommatophoren entsprechen in ihrem anatomischen Bau durchaus den oberen. Auf die Soleoliferen kommen wir gleich zurück.

Die Lippententakel.

Wenn Sarasins Auffassung berechtigt ist, wonach die unteren Fühler der Vaginuliden den Mundsegeln der übrigen zum Teil entsprechen, dann erhalten wir in diesen Organen einen beträchtlichen Reichtum von Formen, die aber das Gemeinsame haben, daß sie niemals eingestülpt werden können. Am längsten bei den Glandinen, zerfallen sie bei *Bulimus ovatus*

Fig. 59.



Atopos. *A* Kopf von rechts. *B* Schnitt durch den Mundlappen und das untere Tentakel. *ah* Atemhöhle. *d* After. *ml* Mundlappen. *mlg* Mundlappenganglion. *om* Ommatophor. *ro* Schnauze („Rüssel"). *sb* Sinnesband des Mundlappens. *ut* unteres Tentakel. Nach Sarasins.

in eine Reihe von Papillen. Doch scheint diese Angabe, die aus Férussac in Kefersteins Bearbeitung übergegangen ist, der Bestätigung zu bedürfen. Wenigstens fiel Plate, welcher lebende Exemplare vorhatte und

die Mundsegel ausdrücklich beachtete, die Bildung nicht besonders auf. Bei den Oncidiiden unterscheiden sie sich nicht weiter von der gewöhnlichen Anlage, bei Atopiden oder Rathouisiiden aber und Vaginuliden werden sie zu einem breiten Tentakel, das gespalten erscheint. Und hier kommt Sarasins Auffassung zur Geltung, wonach wir es mit einer Verschmelzung oder bessermit einer ursprünglichen gemeinsamen Anlage von Lippenfühler und unterem Tentakel zu tun haben.

Zum Verständnis ist der Bau der gewöhnlichen Lippenfühler notwendig. Leydig zeigte, daß die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei den Tentakeln, nur ist an Stelle der uhrglasförmigen und ständigen Sinneskalotte die sensitive Partie anders orientiert: es ist die gestreckte untere Fläche. Hier findet sich subcutan ein Ganglion, dessen Nerv sich von dem des kleinen Tentakels abzweigt. Dazu kommt noch ein großer Drüsenreichtum, bei *Limax arborum* als weißlicher Ballen sichtbar. Er besteht aber nur aus langhalsigen einzelligen Drüsen, die sich zu Paketen gruppieren. Die Drüse bedingt mithin den wesentlichen Unterschied gegen die Tentakel. Unterstützt wird die Zugehörigkeit der Lippententakel und der unteren Fühler noch durch die Gleichzeitigkeit der Anlage während der Embryonalentwicklung von *Limax maximus* nach Meisenheimer.

Die Vaginuliden haben nun die Anlage noch zu einem einheitlichen Organ verschmolzen, die Rathouisiiden trennen schon etwas mehr. *Vaginula* hat die komplizirte Drüse, wie ich sie bei *V. Leydigi* zeichnete (IX, 12, 13). Doch scheinen hier stärkere Abweichungen vorzukommen, denn bei *V. boviceps* ist sie nach Sarasins tubulös und geknäuelt nach Art unserer Schweißdrüsen. Die Spitze des Organs, über der Drüse, entspricht dem kleinen Tentakel mit der Sinneskalotte; es wird, nach Strubell, fortwährend eingezogen und wieder hervorgestreckt. Die Einziehung beruht weniger auf Einstülpung als auf einfacher Retraction. Bei *Vaginula* soll das Ganglion den Grund der eingestülpten Höhle umfassen. *Atopos* hat ein Ganglion, das rosenkranzförmig aufgelöst ist; die Mundlappendrüse ist kein schlauchförmiges Organ, sondern besteht aus gehäuften Phiolenzellen. Dazu kommt, im Gebiet derselben Nervenwurzel, das gesonderte Ganglion für das kleine Tentakel, das hier nicht retrahierbar ist (Textfig. 59).

Histologisches.

Ohne noch auf die Nervenendigungen im einzelnen einzugehen, ist doch zum weiteren Verständnis wenigstens darauf hinzuweisen, daß wir, seit Flemmings genauen Untersuchungen, als ein letztes percipierendes Element die Sinneszelle haben, scharf geschieden vom Epithel durch ihre Form, ihr Verhalten gegen Färbemittel, in dem sie sich den Nervenzellen anschließt, und zumeist durch ihre Lage. Denn wiewohl sie noch im Epithel liegen kann, rückt sie ebensooft in tiefere Schichten und läßt nur ihren peripherischen Fortsatz an die Oberfläche treten. Dadurch kommt

eine schärfere Trennung zwischen dem Sinnesepithel und dem Ganglion, das von ihm wegrückt, nach der Tiefe zu, zustande.

Wichtig dürfte aber die Angabe des Sarasins sein, daß in den Lippententakeln von *Atopos* das Sinnesepithel noch die embryonale Stufe bewahrt, in der das Ganglion sich noch nicht vom Ectoderm gesondert und zurückgezogen hat. Das Sinnesband (Textfig. 59 *s b*) besteht aus außerordentlich verlängerten Epidermiszellen, deren Kerne an die Basis gerückt sind. Eine Grenze zwischen diesem Epithel und dem Ganglion darunter gibt es nicht. Man hat wohl in dieser wunderlichen Primitivität nicht nur ein Argument zu erblicken für die Auffassung der Sarasins, daß die Mundlappen von *Atopos* noch das Stadium bewahren, auf dem sich das Organ noch nicht in Lippenfühler und untere Tentakel differenziert hat, sondern für die primitive Stellung von *Atopos* schlechthin.

Außerdem mag noch auf die eigenartigen großkernigen Zellen hingewiesen werden, welche in den Tentakeln der Stylommatophoren im Hohlraum des Retractors neben dem Ganglion liegen. Flemming konnte an *Helix* nicht unterscheiden, ob sie gangliöser oder drüsiger oder bindegewebiger Natur sind. Gehäuft, lassen sie doch weder Ausmündungen noch Verbindungen erkennen. Beutler läßt für die Elemente von *Paryphanta* dieselbe Unsicherheit bestehen. Ich habe sie oben dem Bindegewebe zugeordnet (s. o.).

Der Kopf im allgemeinen.

Haben wir in den verschiedenen Tentakeln die Steigerung und Lokalisierung der Sinneswahrnehmungen verfolgt, so muß doch dem Kopfende als Ganzem eine besondere Empfindlichkeit zugesprochen werden gegenüber dem übrigen Integument. Dafür spricht die reiche Innervierung. Namentlich scheinen bei den Stylommatophoren die Runzeln um den Mundeingang bevorzugt, in denen die Nerven zu kleinen Ganglien anschwellen können. Doch ist dieses Kapitel noch wenig durchgearbeitet.

Der Mantel als Tastorgan.

Für die Nacktschnecken, namentlich die Limaciden, wird man nach dem biologischen Verhalten behaupten dürfen, daß die Mantelkappe eine der Körperstellen ist, die mit der geringsten Empfindlichkeit begabt sind. Sie stellt wohl in dieser Hinsicht das Maximum dar. Das Tier preßt sie auf Reiz gegen den Boden, und im Vorspiel zur Copula scheint es ihm nichts auszumachen, ob der Partner mit der Radula große Stücke herausleckt (s. u.).

Den Gegensatz dazu bildet unter den Basommatophoren *Physa*, deren fingerförmige Mantelfortsätze sich von beiden Seiten auf die Schale hinaufschlagen. Da sie mit Nerven gut ausgestattet sind, nach Lacaze-Duthiers, wird man als eine ihrer Funktionen ein feines Gefühl betrachten dürfen. Der erweiterte Mantelrand von *Amphipeplea* contrahiert sich stark bei Be-

rührung. Ähnliches sah ich bei atlantischen Vitrinen, deren erweiterte Mantellappen auf mechanischen Reiz sich schnell auf die normale Größe zusammenzogen. Im übrigen wissen wir leider von der Bedeutung der Mantellappen für das Gefühl so gut wie nichts.

Sinneshügel in der Haut von *Atopos*.

Das Notum von *Atopos* ist mit feinen Warzen bedeckt, welche im Querschnitt den Eindruck von Sinneshügeln machen. Doch fehlt jeder nähere Beweis. Man kann eine Hindeutung auf ihre sensitive Natur wohl darin erblicken, daß sie auch in der Sohlenrinne, welche den Fuß vom Mantel scheidet, vorkommen (1014). An dieser versteckten Stelle scheint jede andere Leistung, namentlich die Parallele etwa zu den Runzeln der gewöhnlichen Landschnecken, ausgeschlossen. Doch ist auch hier nähere Untersuchung abzuwarten.

Vermutlich wären hier die Rückenpapillen der Oncidiiden, ihre Ausstattung mit Nervenendigungen und Umwandlung zu Tastorganen anzuschließen. Doch sollen diese, da sie theoretisch mit den Rückenaugen in Verbindung gebracht wurden, beim Sehorgan ihren Platz finden (s. u.).

Das Sinneswerkzeug am hinteren Mantelumfange der nackten Lissopoden, das postpalliale Organ (XII, 2—6).

In seiner Bedeutung noch rätselhaft ist das Organ, das Täuber neben dem von ihm entdeckten Kanal, welcher die Schalentasche mit der Außenwelt verbindet, bei unseren Nacktschnecken auffand, wenigstens bei den Limaciden. Bei *Arion*, wo der Kanal von der vorderen Hälfte der Schalentasche nach außen geht, bleibt das Sinneswerkzeug gleichwohl in der Medianlinie am hinteren Mantelumfang liegen und kennzeichnet dadurch seine Beziehung zu diesem Punkt, während das Zusammentreffen mit dem Schalengang nur zufällig und unwesentlich ist. Das Organ besteht aus einer Vertiefung, die bei *Limax maximus* eine Höhle von $^1/_2$ cm Länge darstellt und einen engeren Eingang hat, der am lebenden Tier nicht zu sehen ist. Das Gegenstück bildet *Arion*, bei dem eine nur flache Grube sich unter dem schwach vorspringenden Mantelrand verbirgt. Während die Höhle mit abgeflachtem Epithel ausgekleidet ist, erhebt sich quer herüber eine deutliche Sinnesleiste, die bei *Limax arborum* sogar in zwei parallele Querwülste sich sondert. Bei *Arion* erscheint die Leiste lediglich als eine Verdickung an der Unterseite der vorspringenden Mantelränder. Bei *Amalia* läuft, soweit ich Täuber verstehe, die Leiste in einem nach hinten konvexen Bogen, so daß Schnitte durch die vorderen Teile jederseits einen Wulst zeigen.

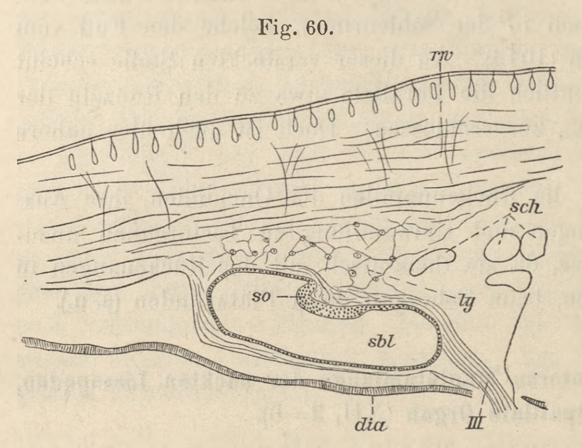
Bei *Gigantomilax* nun ist die Höhle dadurch, daß das Integument am Eingange verwächst, zum Sinnesbläschen geschlossen. Damit haben wir dasselbe Organ, das von Plate bei den Janelliden entdeckt und von

seinen Schülern überall bestätigt wurde. Die Übereinstimmung geht so weit, daß wir ebenso entweder nur die einheitliche mediane Leiste haben, oder daß sie sich nach vorn gabelt. Und da die Innervierung von den Visceralganglien aus (s. u.) die gleiche ist, so kann die Homologie der verschiedenen Organe nicht länger zweifelhaft sein.

Histologisches.

Das Epithel der Leiste ist verlängert. Dadurch, daß sich die Sinneszellen drängen und ihre Kerne in verschiedenem Niveau liegen, kann es mehrschichtig erscheinen. Überall ragen die Sinneshärchen über die Oberfläche heraus. *Arion* bietet mehrfache Eigentümlichkeiten. Einmal sind noch einzellige Schleimdrüsen eingeschaltet, sodann zeichnen sich die Sinneszellen, sofern sie richtig gedeutet wurden, durch ihre Fortsätze aus. Sie stehen besonders weit über die Oberfläche hervor, sind bald einfach haarförmig, bald verdickt, gebogen, am Ende keulen- oder löffelförmig erweitert.

Fig. 60.



Sagittalschnitt durch das Ende der Mantelregion von *Janella Schauinslandi* Pl. *dia* Diaphragma. *ly* Lymphraum. *rw* Rückenhaut. *sch* Schalenkammern. *sbl* Sinnesblase. *so* deren Sinnesepithel. III Nerv. Nach Plate.

Deutung.

Solange nur das geschlossene Sinnesbläschen der Janelliden bekannt war, konnte man die Aufgabe in verschiedener Richtung erblicken, in der Wahrnehmung von Druck- oder Temperaturschwankungen. Geruchsperception erschien als ausgeschlossen. Täuber greift zur Erklärung jetzt auf die entwicklungsgeschichtliche Tatsache zurück, daß nach Meisenheimer die erste Anlage der Lungenhöhle sich in der Medianlinie am Hinterende des Mantels einstülpt. Er möchte daher die Sinnesgrube für den Rest der ursprünglichen Atemhöhle halten und erblickt in der Sinnesleiste ein Osphradium. Möglich, daß die Erklärung in dieser Richtung zu suchen ist. Es versteht sich von selbst, daß das geschlossene Bläschen der Geruchswahrnehmung unzugänglich ist, und man hätte entweder einen Funktionswechsel anzunehmen oder aber auf die geringe Differenzierung der Sinnesqualitäten in der Schneckenhaut im allgemeinen zurückzugreifen (s. u.).

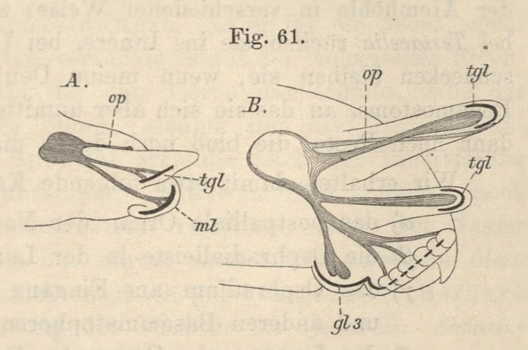
Der Geruch (XII, 7—9).

Man hat, soweit überhaupt Lokalisationen vorkommen, zu unterscheiden zwischen den Organen des Kopfes und den Osphradien, die mit dem Mantel und den Atemwerkzeugen verknüpft sind. In vielen Fällen werden besondere Anlagen vermißt, bei den Oncidiiden, bei *Paryphanta*, bei den meisten Stylommatophoren, und dann hat man vorläufig die Fühler als einzige Geruchswerkzeuge zu betrachten. Zweifelhaft und vermutlich auszuschließen ist die Fußdrüse.

Geruchswerkzeuge am Kopf.

Die Sinneskalotte der Fühler der Stylommatophoren wird allgemein als das Organ angesehen, das neben dem Getast dem Geruch dient. Wenig beweisend allerdings sind die Versuche mit stark riechenden Substanzen, die außerhalb der normalen Lebensverhältnisse liegen und doch zu physiologischen Experimenten oft gebraucht wurden, wie Ammoniak und Terpentin. Wichtiger ist das Benehmen der Tiere gegenüber duftender Nahrung, z. B. des *Arion* gegenüber einer Birne, Versuche, die früh schon oft ausgeführt wurden, seit dem achtzehnten Jahrhundert. Die Schnecke wendet die Tentakel und den Kopf dahin, wohin die Frucht gelegt wird.

Fig. 61.



A Kopf von *Limnaea*, *B* von *Helix*. *gl*3 Mundlappenganglion. *ml* Mundlappen. *op* Opticus. *tgl* Tentakelganglion. Die kräftigen Linien = Sinneskalotten. Nach P. Sarasin.

Eine Differenzierung dürfte bei den Basommatophoren des Wassers sich vollzogen haben, welche die Außenseite der Basis besonders umbilden. Der Beweis wird allerdings kaum möglich bei dem lappenartigen Vorsprunge von *Planorbis*, wohl aber da, wo sich diese Stelle zur Tasche einstülpt, bei *Protancylus* und *Miratesta* (s. o.). Hier liegt die Annahme der Geruchsempfindung am nächsten. Und da die Tasche nach Sarasins ihr Ganglion hat und außerdem das Auge ihr benachbart ist, so hat man wohl mit ihnen in dem eingesenkten Sinnesepithel das Homologon der Sinneskalotte der Stylommatophorententakel zu erblicken. P. Sarasin gelang es schon früher (984), namentlich bei jungen Basommatophoren, das basale Ganglion im Fühler allgemein nachzuweisen, nach der Außenseite zu unter der Haut, bei *Planorbis*, *Limnaea*, *Physa*, *Ancylus*. Danach würde die Fühlergeißel dieser Tiere als sekundäre Erwerbung zu betrachten sein (Textfig. 61). Den Anfang zur Einsenkung bildet eine Rinne an der Unterseite des Tentakels von *Physa*, die Lacaze-Duthiers beschrieb

(851, XIII, 1), die aber nach P. Sarasin nur zeitweilig durch Contraction entsteht. Nach der anderen Seite würde die Tasche zu einem besonderen Geruchsfühler auswachsen können, nämlich zum Rhinophor der Opisthobranchien.

Osphradien am Mantel (XII, 7, 8, 9).

Gerade wie am Kopfe liegen am Mantel entweder erhabene Sinnesleisten, die man der Sinneskalotte der Tentakel homologisieren kann, oder eingesenkte Taschen. Die Homologisierung kann weiter geführt werden, denn die erhabenen Leisten gehören den Landschnecken, die Taschen den aquatilen Basommatophoren an. Rechnet man das postpalliale Organ der Nacktschnecken hierher, so tritt die Beziehung zu dem Atemwerkzeug nur dann klar hervor, wenn man mit Täuber die Sinnesgrube als Rest einer ursprünglichen Lungenhöhle betrachtet. Die übrigen verbinden sich mit der Atemhöhle in verschiedener Weise; zumeist liegen sie am Eingang, bei *Testacella* rücken sie ins Innere, bei Urocycliden und anderen Nacktschnecken bleiben sie, wenn meine Deutung richtig ist, außerhalb des Pneumostoms, an das sie sich aber unmittelbar anschließen; dazu kommen dann noch Reste, die bloß noch durch die Innervierung angedeutet sind.

Wir erhalten damit etwa folgende Kategorien:

α) das postpalliale Organ der Nacktschnecken,
β) die Osphradialleiste in der Lunge von *Testacella*,
γ) das Osphradium am Eingang der Atemhöhle von *Siphonaria* und anderen Basommatophoren,
δ) das Lacazesche Organ der Basommatophoren,
ε) die prä- oder subpalliale Leiste lissopoder Nacktschnecken,
ϛ) ein Ganglion als Rest des Osphradiums bei *Helix* und andere Reste.

α, bereits besprochen, sowie ε und ϛ haben noch als fraglich zu gelten, β, γ und δ bilden den gesicherten Bestand.

β) Plate fand bei allen fünf von ihm untersuchten Testacellaarten eine kurze Sinnesleiste im hintersten Teil der Lungenhöhle neben dem Ureter nahe dem Atemloch. Sie erhebt sich zu verschiedener Höhe, im Maximum so, daß der Querschnitt nahezu kreisförmig wird (954). Die histologische Ausbildung wechselt. Das wimpernde Epithel ist bei *T. Gestroi* noch hoch, und seine Zellen sind in dem vorderen Teil der kurzen Leiste noch nicht zu Sinneszellen differenziert. Weiterhin werden einzelne zu solchen, indem sie unten in eine Nervenfibrille sich verlängern, die sich mit dem darunter liegenden Nerven oder dessen Fibrillennetz verbindet. Der Nerv enthält einige Ganglienzellen. Das Gegenstück dazu zeigt ein niedriges Flimmerepithel, unter dem die reichlichen Sinneszellen liegen. Da ihre Kerne verschiedene Höhe einhalten, machen sie den Eindruck einer mehrfachen Schichtung. Sie sind bipolar; der distale Fortsatz ragt als Sinneshaar über die Cilien hinaus, der proximale durchbricht die

strukturlose Membran, welche den etwas gangliös angeschwollenen Nerven umschließt. Auch hier sind die Ganglienzellen nicht größer als die Sinneszellen.

Wir haben mithin hier ähnliche Entwicklungsstufen noch vor uns, wie sie vorhin von den Lippenfühlern zu melden waren. Weiteres unter ζ.

γ) *Siphonaria* hat nach Köhler und Haller am Eingang der Atemhöhle im vorderen Umfange, dem abgetrennten Teile des Haftmuskels (s. o.) angeschmiegt, ein gangliöses Organ, das von dem gleichen Parietalnerven versorgt wird. Leider erfahren wir nichts von der intimeren Struktur, der Größe der Ganglienzellen u. dergl.

Nach Bouvier hat *Amphibola* ebenfalls ein gut entwickeltes flaches Osphradium an der linken Wand des Pneumostoms, und bei *Latia* hält es nach Pelseneer als runde Platte dieselbe Stelle ein wie bei *Siphonaria*,

δ) Ebenfalls am Eingang der Atemhöhle der Basommatophoren liegt das von Lacaze-Duthiers entdeckte Organ, das er für ein neues, eigenartiges Sinneswerkzeug hielt. Ich versuchte es mit der biologischen Eigenart in Verbindung zu bringen, die den Tieren nur erlaubt, nahe der Oberfläche ihr Pneumostom zu öffnen, glaubte ihm also Druckempfindung zuschreiben zu sollen. Spengel erkannte nach der Innervierung die wahre Bedeutung als Osphradium. Plate möchte trotzdem noch eine Beziehung zur Oberfläche festhalten. Die Tiere sollen das Wasser auf seine Reinheit prüfen, wobei nur schwer verständlich ist, warum diese Untersuchung nicht in allen Schichten gleich gut gelingen soll. Bernard gab dann eine nähere Schilderung der Struktur bei *Planorbis*. *Sarasins* fügten eine kurze Beschreibung von *Protancylus* hinzu, Pelseneer ergänzte die Kenntnisse an anderen Gattungen, kurz wir sind im allgemeinen orientiert.

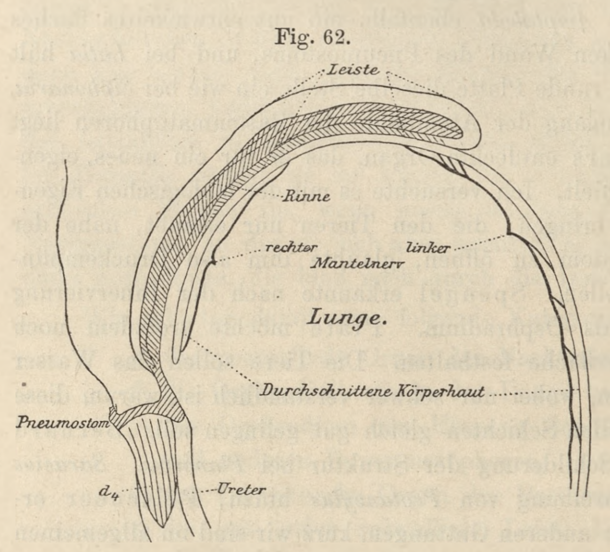
Der Unterschied gegen die Osphradialleiste, wie wir sie außer den Testacellen von so vielen Vorderkiemern kennen, ist ein doppelter. Das Epithel senkt sich zu einem einfachen oder gespaltenen Blindsack ein, und der wird von einem Ganglion umfaßt, das nicht nur die kleinen Ganglienzellen enthält, welche bei ihrem geringen Quantum von Cytoplasma den Sinneszellen am nächsten stehen, sondern dazu größere von dem Typus der echten Nervenzellen im Schlundring, mit großem Nucleus usw.

Der Blindsack senkt sich zunächst wenig ein bei *Chilina*, bei *Ancylus*, wo das Organ trotz dem Schwunde der Lungenhöhle erhalten bleibt, bei *Gundlachia* und *Protancylus*. Er vertieft sich stärker bei *Planorbis*, *Physa* und *Bulimus* (*Pulmobranchia* Pelseneer), er gabelt sich bei *Limnaea* und *Amphipeplea*. Nach Pelseneer ist er beim Embryo einfach; die Vertiefung und Gabelung tritt erst nach dem Ausschlüpfen ein.

Die Auriculiden haben kein differenziertes Osphradium mehr, doch trägt *Auricula myosotis* an einer Bifurkation des rechten Mantelnerven nach Pelseneer noch ein kleines Ganglion, das indessen nicht unmittelbar dem Epithel anliegt und daher in seiner Beziehung fraglich bleibt.

ε) Bei *Parmacella* fand ich unter der Mantelkappe eine starke Leiste, die sich vom Pneumostom aus nach links an der Unterseite der Kappe bis über die Mittellinie des Körpers hinüberzieht unmittelbar an der Wurzel der Kappe, wo sie an die Nackenwand des Körpers stößt. Eine Rinne scheidet sie noch von dieser Linie. Da ein starker Pallialnerv hier entlang zieht und seine Zweige in die Leiste entsendet, da ferner in der Leiste Massen verzweigter Zellen sich fanden, welche ich nur für Ganglienzellen halten konnte, nahm ich keinen Anstand, das Organ als Osphradium anzusprechen. Die Untersuchung unserer einheimischen Nacktschnecken *Arion, Limax* und *Amalia* ergab eine ähnliche, aber weit schwächere Leiste, die an und für sich keinen Anhalt geboten haben würde zu solcher Deutung, die ich aber, lediglich auf Grund der Befunde an *Parmacella*, in die Interpretation mit einbezog. Plate hat nun die Leiste an den deutschen Funden auf Schnitten nachuntersucht und ist zu dem Schluß gekommen, das sie keine Sinnesleiste sei; die verzweigten Zellen, die auch hier vorkommen, sollen Bindegewebszellen sein.

Fig. 62.



Nackenleiste von Parmacella, von unten. d_4 Enddarm. Nach Simroth.

Daraus zieht er den Schluß, daß meine ganze Annahme irrtümlich sei. Ich habe nun später an neuem, aber für histologische Zwecke noch immer unvollkommen konserviertem Material der asiatischen *Parmacella* die Frage wieder aufgenommen. Es hat sich ergeben, daß ein typisches Organ mit einem dichten Lager besonderer Zellen, die ich vorläufig für Ganglien- und Sinneszellen halte, und die sich auf die Leiste und Rinne beschränken, vorhanden ist. Noch mehr: gerade über der Rinne, der Rückenfläche etwas mehr genähert, läuft bei derselben *Parmacella* jene innere Conchinabscheidung, die ich oben beschrieb. Sie bildet ein Gerüstwerk gerade über der Leiste, von derselben Form.

Während sonst in der Mantelhaut die Muskelfasern ziemlich spärlich verlaufen, ziehen sie von dem Gerüst in gedrängter Masse schräg nach vorn und unten herab zur Leiste. Es liegt mithin nahe, anzunehmen, daß die Muskulatur die Leiste emporzieht und somit einen leeren Raum schafft, welcher von der Nachbarschaft des Pneumostoms aus

die Luft aspiriert. Die Bedingungen für ein Osphradium erscheinen vollauf erfüllt.

Kürzere Leisten, mehr auf die Nachbarschaft des Pneumostoms beschränkt, finden sich bei manchen afrikanischen Urocycliden, *Trichotoxon* z. B., weit stärker als bei den Limaciden. Noch fehlt aber bisher passendes Material zur näheren Untersuchung. Die ganze Kategorie muß daher vorläufig in ihrer wahren Bedeutung noch als fraglich gelten. Da es sich um Formen handelt, welche noch nicht zur völligen Überwachsung der Schale übergegangen sind, so ist es möglich, daß auf dieser besonderen Stufe auch die Ausbildung einer neuen Form des Osphradiums unter Verschiebung auf die äußere Körperoberfläche angebahnt ist. Der gemeinsame Ausgangspunkt würde im Eingang der Atemhöhle zu suchen sein.

ζ) P. Sarasin suchte bei verschiedenen Gattungen und Arten beschalter Stylommatophoren nach einem Osphradium, mit negativem Erfolg (984). Nur bei *Helix* (*Triodopsis*) *personata* fand er an dem rechten Mantelnerven ein Ganglion, das er als Rest des Osphradiums in Anspruch nahm, ähnlich also wie Pelseneer bei *Auricula myosotis* (s. o.). Plate verfolgte den Nerven bei derselben Art weiter, und da er bei den folgenden Gabelungsstellen noch mehr solche Ganglien fand, so glaubte er Sarasins Deutung zurückweisen zu sollen. Dabei stieß er auf einen wunderlichen histologischen Befund; denn solche Ganglien enthielten Zellen, die zwar den Ganglienzellen im allgemeinen glichen, aber keine Kerne enthielten. Haben wir es hier doch mit einer Rückbildung, mit einer regressiven Metamorphose zu tun? Pelseneer nahm die Embryonen von *Helix aspersa* vor und fand hier eine kurze Osphradialleiste im Eingang der Atemhöhle, ganz wie die bei der erwachsenen *Testacella*. Und da der gleiche Nachweis von Henchman für *Limax* vorliegt (1178), so vermutet Pelseneer, daß alle Stylommatophoren das Organ in der ontogenetischen Entwicklung anlegen, nachher aber einbüßen (934). Bei *H. aspersa* bestand sie noch einige Zeit nach dem Ausschlüpfen.

Über die Geruchswahrnehmung der Limnäen s. u.

Die Fußdrüse*) als Geruchsorgan.

Leidy hat wohl zuerst in der Fußdrüse ein Sinneswerkzeug gesucht (867) Ich habe mich auf den entgegengesetzten Standpunkt gestellt und ihn auch festgehalten, nachdem Sochaczewer die alte Auffassung zu stützen sich bemühte (1026). Es liegt kaum die Möglichkeit vor, daß Luft in den Ausführgang eintreten könnte. Kürzlich hat H. Smidt in der Drüse reiche Nervenendigungen nachgewiesen (1142), auf die wir zurück-

*) Hier mag der Nachtrag am Platze sein, daß Pelseneer Querschnitte von verschiedenen Basommatophoren abbildet, welche durch die Fußdrüse fallen, bei *Otina*, *Siphonaria*, *Gadinia* (934). Sie zeigen durchweg, in Bestätigung der obigen Angaben, den Ausführgang als platte Spalte nur dann, wenn sie durch die vorderste Fußregion geführt sind.

kommen; er selbst hält es aber durchaus nicht für ausgeschlossen, daß sie zur Secretion Beziehung haben, wie schon Leidig auf den Zusammenhang zwischen Nervenfasern und Drüsenzellen hinwies (s. o.).

Das ganze Verhalten der Fußdrüse, welche während des Kriechens, also im wachen Zustande, fortwährend Schleim entleert, erschwert wohl die Annahme, daß eine Empfindung, die auf chemischem Gebiete liegt, darin ihren Sitz habe.

Der Geschmack.

Lokalisierte Geschmackswerkzeuge, etwa nach Art eines Subradularorgans, sind nicht bekannt geworden. Im Mundeingange, der eine ziemlich kräftige Cuticula trägt, herrscht großer Reichtum von Nervenendigungen (s. u.); doch kennen die Untersuchungen von H. Smidt kaum für sie eine Grenze, da sie bis in den Anfang des Ösophagus verfolgt werden (1139, 1141). Wichtig bleibt, daß sie sich in den ventralen Teilen der Pharynx- und Mundhöhle nach vorn hin besonders häufen. Es ist wohl anzunehmen daß die Lippenfühler mit ihrer Perception in das Gebiet des Geschmacks hereinreichen, zumal wenn sie, verlängert, bei Raubschnecken wie *Glandina* Verwendung finden beim Aufspüren oder Kosten der Beute. Doch sind auch diese Beziehungen höchst unsicher, und Strebel berichtet, wie das Tier mit diesen langen Fortsätzen, die wellenförmige Bewegungen ausführten, den Boden betastet (1688).

Merkwürdig sind die Angaben, welche neuerdings H. Piéron*) über die Limnäen, *Limnaea stagnalis* und *L. auricularis*, und die Lokalisation ihrer chemischen Empfindungen machte. Die Tiere haben eine aus tierischen und pflanzlichen Stoffen zusammengesetzte Speisekarte. Wenn sie aber gefastet haben und hungrig sind, verschlingen sie alle möglichen zuträglichen, indifferenten und schädlichen Stoffe, Sandkörner, Zucker, Salz u. dergl. Haben sie die letzteren schädlichen Substanzen gefressen, so lassen sie sich alsbald unter Ausstoßen der Luft aus der Lungenhöhle zu Boden sinken, genau so, wie sie es machen, wenn man dieselben Stoffe auf eine beliebige Stelle ihrer Haut wirken läßt. Anders unter normalen Bedingungen. Dann gehen sie solchen Dingen aus dem Wege, indem sie beim Darüberkriechen die Sohle vom Boden lösen, ausweichen usw. Nahrungsmittel dagegen nehmen sie mit dem vordersten Rande des Fußes wahr; sobald sie, an der Oberfläche gleitend, sie mit dieser Stelle, und zwar nur mit ihr, berühren, machen sie Halt und wenden sich ihnen zu. Der vorderste Fußrand also muß wohl als Geschmacksorgan gelten. Anders fällt das Resultat aus, wenn man mit gasförmigen Stoffen die Geruchswahrnehmung untersucht, was beim Aufenthalt in feuchter Luft zu geschehen hat. Besonders empfindlich zeigt sich da natürlich das Osphradium, das bei schädlichen Stoffen, Kampfer u. a., das Atemloch

*) H. Piéron, La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. Compt. r. de l'acad. des sc. Paris CXLVII. 1908. S. 279 und 280.

schließen oder geschlossen halten läßt. Aber auch die gesamte Körperhaut bis nahe zum Hinterende erweist sich als empfänglich für die Geruchswahrnehmung, vom Kopf nach hinten zu abnehmend. Und doch hat man noch keine Differenzen in den Nervenendigungen gefunden (s. u.)

Histologisches von den Gefühls-, Geruchs- und Geschmacksorganen. Nervenendigungen.

An verschiedenen Stellen haben wir bereits gesehn, daß auch bei erwachsenen Schnecken Sinneswerkzeuge vorkommen, die in ihrer Struktur auf embryonaler Stufe stehen geblieben sind, die noch kaum einen durchgreifenden Unterschied zwischen Sinneszellen und Epithelzellen machen oder deren Ganglion noch mit dem Epithel verschmolzen ist; so bei dem Osphradium der *Testacella Gestroi* gegenüber den anderen untersuchten Arten, bei dem Lippenfühler von *Atopos*, bei dem postpallialen Organ von *Arion*.

Man kann diesen Gesichtspunkt weiter ausdehnen und mit Samassa darauf hinweisen, daß das Tentakelganglion im Fühler von *Helix* noch ein Hirnteil sei, ja daß selbst dessen Ausstrahlungen in die Haut noch Punktsubstanz enthalten, also nicht als Nerven, sondern als Ganglionmasse anzusprechen seien. Ebenso liegt das osphradiale Ganglion des Lacazeschen Organs beim Embryo noch dem Schlundringe so nahe, daß von einem verbindenden Nerven nicht gesprochen werden darf, sondern der Pallialnerv erst durch nachträgliche Entfernung des Osphradiums vom Hirn entsteht. Es ist mithin wahrscheinlich, daß auch ein solcher Nerv, wenn er auch keine gröberen Ganglienzellen mehr einschließt, doch nicht nur ein Bündel leitender Nervenfasern darstellt, sondern die centralen Endbäumchen der Sinneszellen und ihre Durchflechtung mit peripherischen Enden central gelegener Zellen einschließt. Kurz, Grenzen zwischen Centralorgan und Sinneswerkzeug lassen sich kaum mit Sicherheit ziehen.

Die Fragen, die man an die Sinne der Pulmonaten gestellt hat, sind zumeist nicht auf diese zugeschnitten, sondern es sind die Fragen nach den sensitiven Nervenendigungen im allgemeinen, speziell bei den Wirbellosen. Die Fühler der Landschnecken haben nur eins der bequemsten Objekte dargeboten. Die Methode ist die Färbung der nervösen Elemente durch Silberchromat nach Golgi, die freilich auch andere Gewebsbestandteile vielfach mit ergreift. Die vitale Färbung mit Methylenblau hat bisher an dem beliebten Objekte zumeist versagt. Die Resultate im ganzen sind natürlich durch Ineinandergreifen der Untersuchungen an den verschiedenen Typen und Klassen, besonders Würmern und Arthropoden, gewonnen worden. Doch lassen unsere einheimischen Lungenschnecken auch für sich ein leidliches Bild zu, dessen Mängel zugleich die Fehler unseres allgemeinen Wissens auf dem Gebiete sein dürften, außer dem Umstand, daß die Erörterung aller Nebenfragen hier nicht am Platze zu sein scheint.

Historisches. Nachdem Flemming die Sinneszellen als Pinselzellen, deren Haare über die Oberfläche des Epithels herausragen, festgelegt hatte, stellten Leidig und ich gleichzeitig Präparate dar, die nach Abheben des an der Cuticula haftenden Epithels die Sinneszellen im Zusammenhange mit ihren centralen Fasern in toto freilegten, Leidig von der Haut einer *Helix*, ich aus dem Mundeingange. Hier kamen ähnliche Bilder heraus wie wir sie etwa von Täuber an der postpallialen Sinnesleiste von *Arion* kennen lernten; sie zeigten eine Anzahl von Formen der peripherischen Forsätze, doch ohne genaueres Détail. Solches haben auch die späteren, ausführlichen Untersuchungen von G. Retzius an *Limax* und *Arion* nicht geliefert, wenigstens nicht in Bezug auf das Neuropil, wohl aber lehrten sie außer der Verbreitung ein gut Teil von dem Verhalten der centralen Fibrillen ihres Verlaufs und ihrer Verbindungen. Samassa behandelt hauptsächlich die Sinneszellen im *Helix*-Fühler und ihre centralen Fortsätze, wobei er zugleich, wie auch Retzius, auf die Verhältnisse zur Muskulatur eingeht. Havet, Paravicini und Veratti*) arbeiten an denselben Objekten, H. Smidt endlich deckt in einer Reihe von Arbeiten die vielseitigsten Beziehungen, Nervenendigungen, Verbindungen, Beziehungen zu Ganglienzellen, zu Drüsen, zur Muskulatur und Gliazellen, vom Standpunkte der allgemeinen Neurologie auf (1139—1142). Ihm haben wir am meisten zu folgen. Bedauerlich bleibt es, daß alle diese Untersuchungen die Tentakel, die Mundhöhle und die seitliche Körperhaut berücksichtigen, andere Teile aber, besonders den Mantelrand, vernachlässigen.

Man wird zu unterscheiden haben zwischen zwei Grundformen von peripheren Endstrukturen, den Sinneszellen und den intraepithelialen freien Nervenendigungen, wobei das Verhalten zu den Drüsenzellen als eine Kategorie hinzukommt, die trotz ihrer abweichenden Stellung als secretorische Elemente doch zu den sensitiven in nächster Beziehung stehen. Auch die centralwärts gerichteten Fortsätze verlangen, wie es scheint, eine Gliederung, je nach ihrer Verbindung mit den Ganglienzellen. Dazu kommt aber noch eine, wenn auch nicht völlig gesicherte Verbindung, welche die Sinneszelle gar nicht mit dem Nervencentrum, sondern ohne dessen Vermittelung mit den Muskelfasern in direkten Zusammenhang bringt. Hier werden wohl gleich die motorischen Nervenenden am bequemsten angeschlossen. Zu den unmittelbaren Verbindungen, die den einfachsten Modus der Reflexe vermitteln, scheint nicht nur die primitivste motorische Verknüpfung zu gehören, sondern auch die erwähnte reflectorische. Damit erhalten wir etwa die folgenden Einzelheiten.

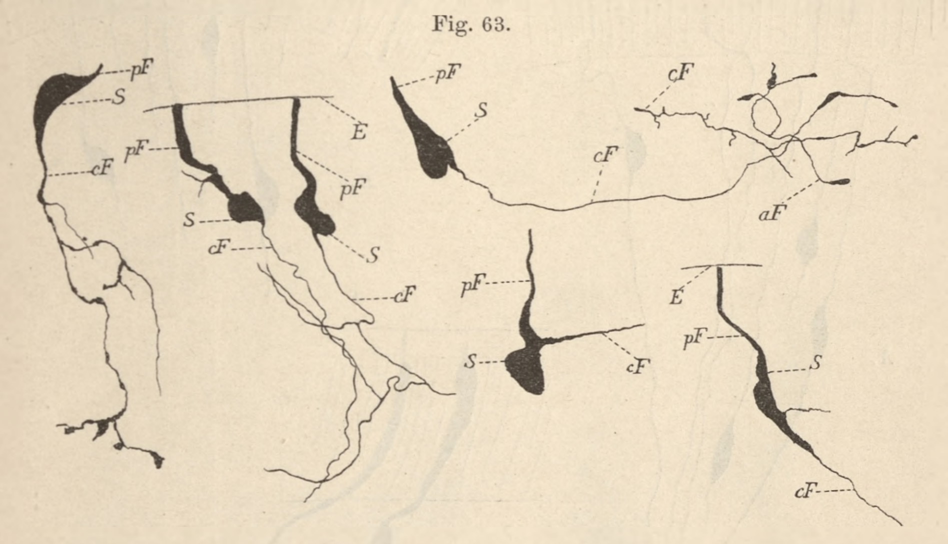
---

*) Paravicini, Ricerche anatomiche ed istologiche sul Bulbo faringeo dell' *Helix pomatia*. Bollet. Mus. di Zool. ed Anat. comp. Torino XI. — Sulla minuta innervazione del canale digerente dell' *Helix pomatia*. Pavia 1908. Veratti, Ricerche sul sistema nervoso dei *Limax*. Memorie del R. istituto lombardo di science e lettere XVIII. 1900. Havet, Note préliminaire sur le système nerveux des *Limax*. Anatom. Anz. XVI. 1899.

Die Sinneszellen.

Da die Golgische Methode zwar die nervösen Elemente anzeigt, nicht aber die feinste Struktur, so bleibt man für die meisten Objekte in dieser Hinsicht auf Flemmings Befund angewiesen, wonach sich die über die Oberfläche des Epithels hinausragenden Sinnesborsten in feinere Härchen zerfällen lassen. Die Pinselzellen treten klarer hervor bei den Wasserschnecken, aber *Helix*, *Limax* und *Arion* schließen sich unterschiedslos an. Im übrigen lauten die Angaben der Autoren übereinstimmend dahin, daß sich die letzteren Stylommatophoren für die Klarstellung

Fig. 63.



Sinneszellen aus den Ommatophoren von *Helix pomatia*. *aF* aufsteigende Faser. *cF* zentraler Fortsatz der Sinneszelle. *E* äußere Grenze des Epithels. *pF* peripherischer Fortsatz der Sinneszelle. *S* Sinneszelle. Nach Samassa.

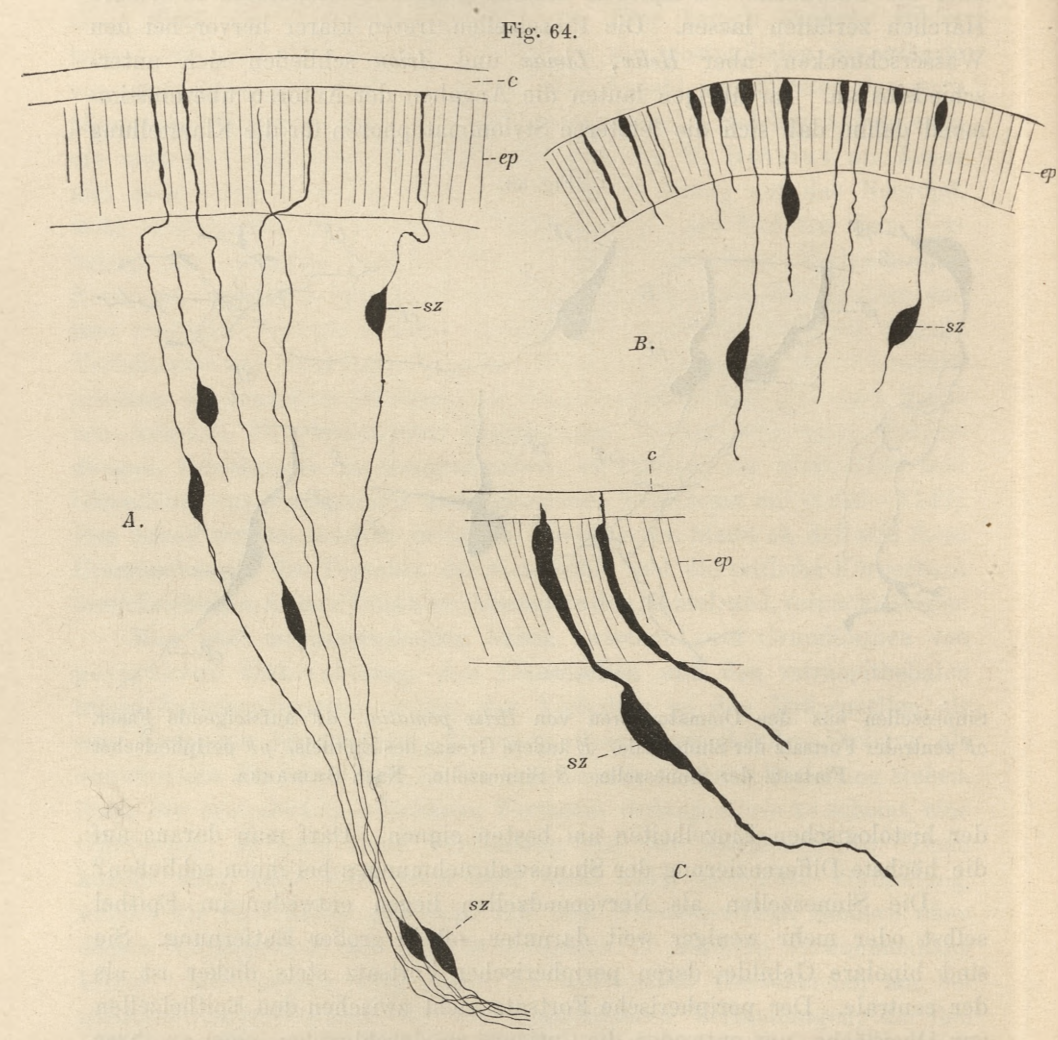
der histologischen Einzelheiten am besten eignen. Darf man daraus auf die höchste Differenzierung der Sinneswahrnehmungen bei ihnen schließen?

Die Sinneszellen als Nervenendzellen liegen entweder im Epithel selbst oder mehr weniger weit darunter, oft in großer Entfernung. Sie sind bipolare Gebilde, deren peripherischer Fortsatz stets dicker ist als der centrale. Der peripherische Fortsatz zieht zwischen den Epithelzellen zur Oberfläche, um entweder die Cuticula zu durchbrechen oder an ihrer Unterseite zu enden. Der Teil, der zwischen den Epithelzellen liegt, ist gewöhnlich dicker als der unter dem Epithel; doch ist die Anschwellung ganz unregelmäßig; bald tritt eine gleichmäßige Verjüngung ein gegen die Cuticula zu, bald liegt, wie es z. B. Retzius aus dem Fühlerknopf oder der Sinneskalotte abbildet, eine knopfförmige Anschwellung unmittelbar an der Cuticula; bald zeigt der ganze Körper im Epithel eine Reihe von Anschwellungen hintereinander. Da das freie Endhaar meist abgebrochen ist, läßt sich nicht entscheiden, ob ein einheitliches Gebilde vorliegt oder

eine Scheide, die erst wieder eine wechselnde Anzahl von Fibrillen einschließt. Letzteres ist das wahrscheinlichere.

H. Smidt bildet nun aus der Mundhöhle und ihrer Umgebung verschiedenartige Sinneszellen ab, die er als Stachel- und Polypenzellen charakterisiert. Die Stachelzelle endet zunächst mit einer becher-

Fig. 64.



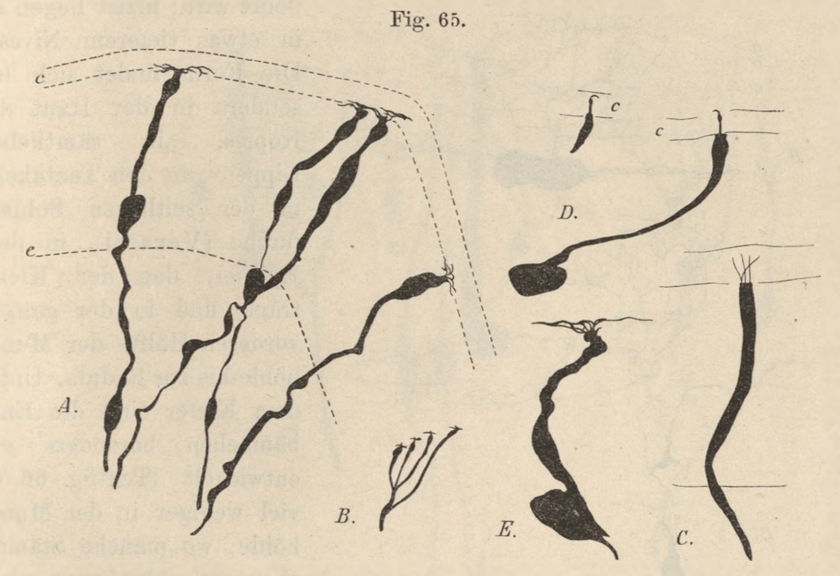
A und *B* Sinneszellen aus der Mundhöhlenwandung von *Limax agrestis*, *C* aus den Ommatophoren desselben. *c* Cuticula. *ep* Epithel. *sz* Sinneszelle. Nach Retzius.

förmigen Anschwellung an der Cuticula und schickt aus dem Becher einen feineren Fortsatz in und durch die Cuticula, der nochmals anschwillt und eine letzte, kurze, oft gebogene Endborste zu deren Oberfläche oder über diese hinaus entsendet.

Die Polypenzelle schwillt ebenfalls unter der Cuticula knopf- oder becherförmig an, aus dem Becher treten aber eine Anzahl Endfasern

heraus, welche indes nicht die Cuticula durchsetzen, sondern sich an ihrer Unterseite strahlig ausbreiten. Es kommen Fälle vor, wo solche Polypenzellen (bei denen an das Bild einer *Hydra* gedacht wird) aus gemeinsamem Stamm entspringen. Andere zeichnen sich dadurch aus, daß die Härchen vorgestreckt sind. Die Cuticula über diesen Ausbreitungen ist stets senkrecht gestreift, woraus H. Smidt schließt, daß sie die Geschmacksstoffe durchläßt und chemische Perception gestattet. Vereinzelt finden sich solche Zellen auch an anderen Stellen, z. B. in den Fühlern, doch mit dem Unterschied, daß die Sinneshaare, wiewohl ebenso regelmäßig auseinandergebogen, doch nicht unter der Cuticula enden, sondern über der

Fig. 65.



A. B. C. Polypenzellen, *D.* Stachelzellen aus der Mundhöhle, *E.* Sinneszelle aus dem Tentakel von *Helix*. *c* Cuticula. *e* untere Epithelgrenze. Nach H. Schmidt.

freien Fläche sich befinden. Da hier bei eingezogenem Tentakelknopf, wo die Flächen der Kalotte und der Seitenwand aufeinander zu liegen kommen, die freien Härchen ebenso strahlig liegen, so vermutet Smidt, daß ihnen aktive Beweglichkeit zukommt, um dem Reiz gegenüber die günstigste Stellung einzunehmen.

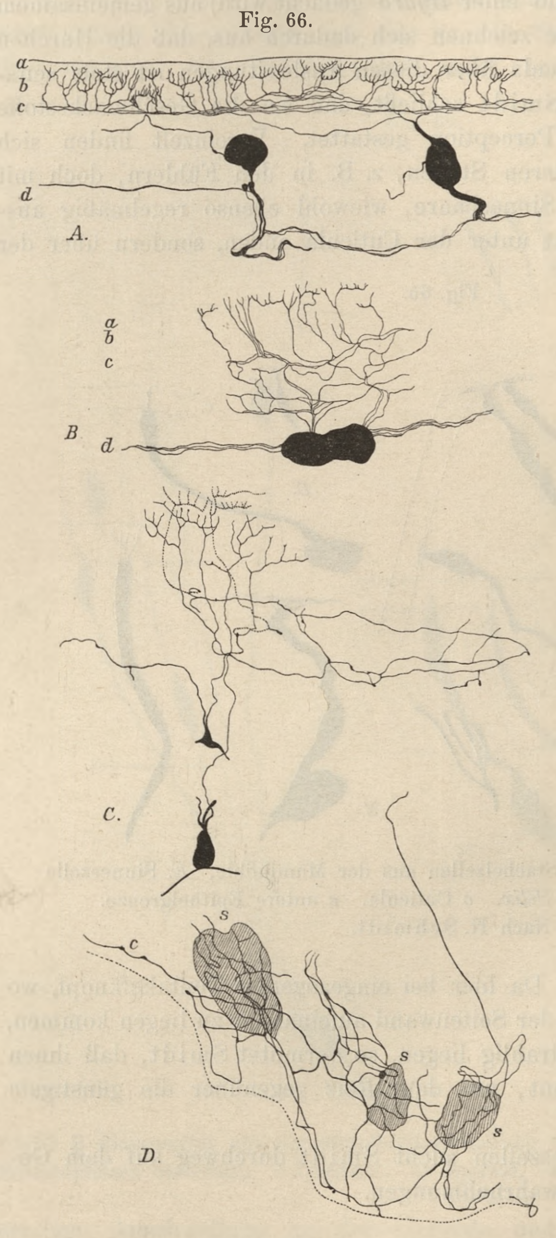
Die Funktion der Sinneszellen sucht Smidt durchweg auf dem Gebiete der chemischen Sinneswahrnehmungen.

Freie Nervenendigungen im Epithel.

Veratti hat bei *Limax*, Smidt bei *Helix* noch intraepitheliale Nervenendbäumchen nachgewiesen, die keinen unmittelbaren Zusammenhang mit Sinneszellen zeigen. Es sind Endbäumchen in der distalen Hälfte mit Stämmchen in der basalen Hälfte des Epithels; sie entspringen einem

dichten Plexus unmittelbar unter dem Epithel, der wieder mit einem etwas tieferen nervösen Geflecht in Verbindung steht. Textfig. 66 *A B* zeigt die Verhältnisse aus dem Eingange der Fußdrüse, die nach Smidt überhaupt keine Sinneszellen enthält, gegen Sochaczewers Angaben. Die Endbäumchen reichen höchstens bis zur Cuticula, die nicht durchbohrt wird; meist liegen sie in etwas tieferem Niveau. Die Form findet sich besonders in der Haut des Kopfes, „in sämtlichen Lippen", in den Tentakeln, in der seitlichen Sohlenfurche (Veratti), in dem Epithel, das der Kiefer trägt, und in der ganzen vorderen Hälfte der Mundhöhle bis zur Radula. Unter dem Kiefer sind die Endbäumchen besonders gut entwickelt (Textfig. 66 *C*), viel weniger in der Mundhöhle, wo manche Stämmchen sich überhaupt nicht verzweigen, sondern einfache Endfibrillen bleiben.

Fig. 66.

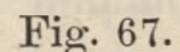


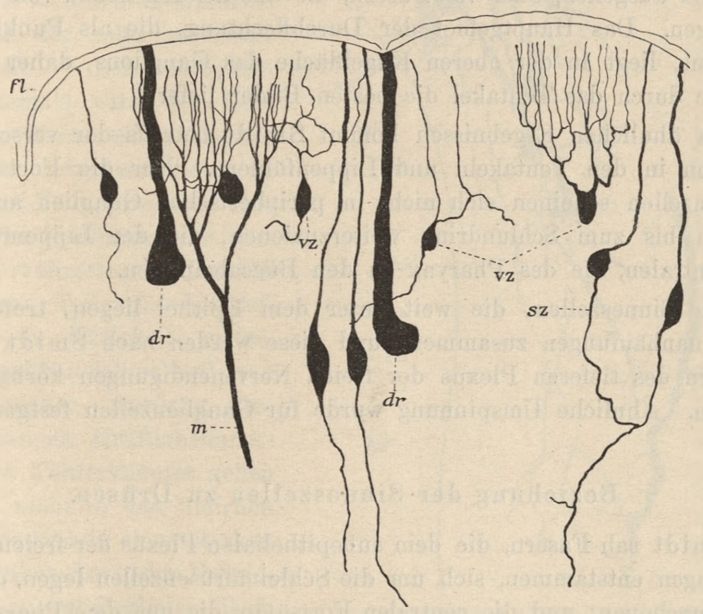
A. B. Intraepitheliale freie Nervenendigungen aus dem Vorderende der Fußdrüse. *C.* dieselben aus dem Epithel unter dem Kiefer. *D.* Umspinnung von Sinneszellenhaufen durch den Plexus. *a* obere Epithelgrenze. *b* Endbäumchen. *c* subepithelialer Plexus. *d* tieferer Plexus. *s* Sinneszellenhaufen. Nach H. Schmidt.

Smidt nimmt wohl mit Recht an, daß die freien Endbäumchen Organe sind für das Gefühl, das Getast, den Drucksinn. Die reiche Entwicklung am Oberkiefer spricht allein schon dafür. Freilich wird man auf einen Vergleich mit unseren eigenen Verhältnissen verzichten müssen, denn da würde man die freien Enden im Epithel zumeist wohl dem Temperatursinn zu-

rechnen. Für den ist, trotz seiner guten Entwicklung, kein histologisches Element bei den Schnecken gefunden worden.

Bemerkt mag werden, daß Retzius über gewisse Zellen in der Sohle keine Klarheit erlangen konnte. Es sind gewissermaßen Sinneszellen mit Endbäumchen, nur daß diese, der bedeutenden Epithelhöhe entsprechend, viel weitläufiger verzweigt sind, einzelne wenig, andere stark. Da wenigstens von einzelnen Zellen auch die proximalen Fortsätze gezeichnet werden, liegt es wohl nahe, die Einrichtung hier einzureihen, allerdings mit der Maßgabe, daß hier die Endbäumchen sich nicht mit einem sub-


Fig. 67.



Schnitt durch die Sohle von *Limax agrestis*. *dr* Schleimdrüsen. *fl* Flimmersaum. *m* Verzweigte Muskelfaser. *sz* Sinneszellen. *vz* Wahrscheinlich Sinneszellen mit Endbäumchen. Nach Retzius.

epithelialen Geflecht, sondern unmittelbar mit einzelnen Nerven- oder Sinneszellen verbinden würden, daher man diese Elemente ebensogut zu den Sinneszellen stellen könnte.

Proximale oder centrale Verbindungen.

Die Bipolarität der Sinneszellen kann nach Samassa dadurch verdunkelt werden, daß der untere Fortsatz nicht am proximalen Ende, sondern seitlich entspringt und sich schließlich bis zur Verschmelzung mit dem distalen herumschiebt, wo dann die Zelle unipolar erscheint (Textfig. 63, die dritte Zelle).

Im Tentakel dürften die Sinneszellen sich am sichersten in centraler Richtung verfolgen lassen, denn Samassa findet, daß dieses Ganglion sich

nur dadurch vom Hirn unterscheidet, daß ihm alle motorischen Elemente fehlen (1136). Auf die Innervierung des Retractors kommen wir gleich zurück. Das wesentliche ist nun, daß die proximalen Fortsätze der Sinneszellen, gleichgültig ob sie vorher zu dichteren Zügen zusammentreten oder nicht, sich in ein sensitives Endbäumchen auflösen. Die Teilung kann bereits unmittelbar unter den Sinneszellen beginnen; sie kann erst weiter unten in den Verzweigungen des Ganglions liegen, ja in diesem selbst bis zu seinen unteren Teilen verschoben sein. Die letzten Ästchen der Endbäume sind meist varikös geschwollen. Sie durchflechten sich mit ähnlichen Bäumchen, die von den mannigfachen Fortsätzen der Ganglienzellen im Ganglion ausgehen, oder von Fasern, die aus tieferen Teilen vom Hirn her aufsteigen. Das Hauptgebiet der Durchflechtung, die als Punktsubstanz erscheint, liegt in der oberen Kugelfläche des Ganglions, daher Frontalschnitte durch das Tentakel die besten Bilder liefern.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Smidt betreffs der verschiedenen Ganglien in den Tentakeln und Lippenfühlern. Nur die Fortsätze der Polypenzellen scheinen sich nicht in peripherischen Ganglien aufzulösen, sondern bis zum Schlundring weiterzuziehen, die der Lippenfühler zu den centralen, die des Pharynx zu den Buccalganglien.

Die Sinneszellen, die weit unter dem Epithel liegen, treten meist zu Kernanhäufungen zusammen; und diese werden nach Smidt von den Fibrillen des tieferen Plexus der freien Nervenendigungen korbartig umsponnen. Ähnliche Umspinnung wurde für Ganglienzellen festgestellt.

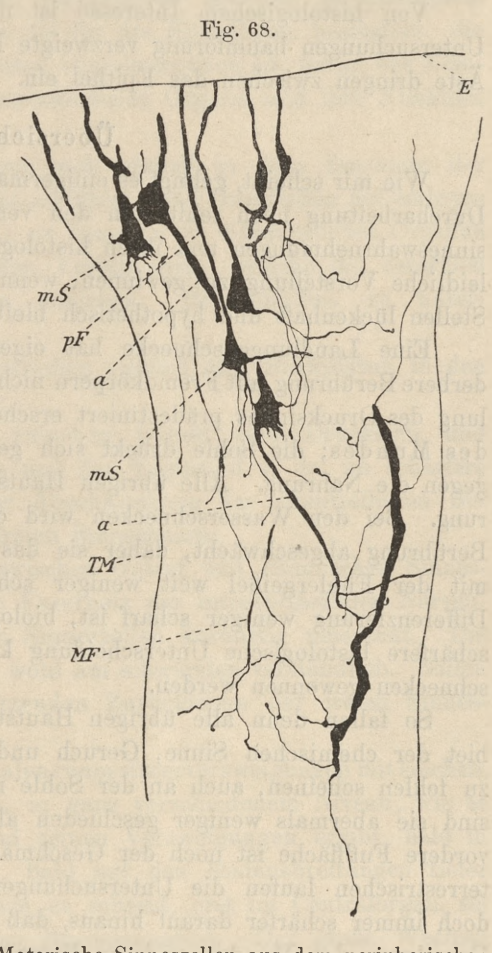
Beziehung der Sinneszellen zu Drüsen.

Smidt sah Fasern, die dem subepithelialen Plexus der freien Nervenendigungen entstammen, sich um die Schleimdrüsenzellen legen, die Hälse aber verschonen; und die centralen Fortsätze, die aus dem Pharynx nach den Buccalganglien ziehen, scheinen beim Durchtritt durch die Speicheldrüsen Verbindungen an diese abzugeben. Besonders wichtig sind wohl diese Beziehungen für das Verständnis der Fußdrüse, bei der er ein ähnliches Verhältnis vermutet. In der Tat scheint dadurch Licht in dieses viel umstrittene Kapitel zu kommen. Die freien Nervenendigungen im Vorderende der Drüse (s. o.) dürften als Tastorgane den Druck der locomotorischen Muskelwellen, die stets am Vorderende einsetzen, aufnehmen und durch ihre secretorischen Verbindungen zu den Drüsenzellen die Schleimabsonderung in Gang setzen, so daß das locomotorische Muskelepithel mit der Schleimabsonderung zusammenfiele, wie wir es zu erwarten haben, da die Locomotion mit der Secretion der Fußdrüse Hand in Hand geht. — Eine derartige Verbindung konstatierte Smidt auch in der Vagina von *Helix*.

Beziehung zwischen Sinneszellen und Muskeln.

Viel prägnanter sind peripherische Verbindungen unter Ausschaltung der centralen Organe, welche Samassa aus der Muskulatur des Tentakels beschreibt (1136). Er weist zunächst auf die Tatsache hin, daß von dessen Retractor keine Innervierung bekannt ist und erhärtet ihre Abwesenheit anatomisch. Der Columellarisnerv tritt nicht in den Fühlermuskel ein. Und der zeigt auch eine funktionelle Selbständigkeit. Denn niemals wird der Kopf bzw. der Mund eines Stylommatophors retrahiert bei ausgestreckten Tentakeln, wohl aber werden bei Berührung die Tentakel sofort eingezogen, ohne daß die übrigen Teile des Spindelmuskels in Tätigkeit treten. Diese Unabhängigkeit soll nun mit folgender Struktur zusammenhängen. Kräftige Sinneszellen des Fühlerknopfes gehen proximal nicht in den üblichen feinen, sondern in einen starken Fortsatz über, der in den Retractor bis zu wechselnder Tiefe eindringt und sich in verschiedene Fasern verzweigt, die zumeist mit knopfartigen Endanschwellungen oder Muskelendplatten endigten, wie sie Retzius aus der Muskulatur von *Arion* beschreibt. Der Unterschied ist nur der, daß die normalen motorischen Äste ihr stärkeres Ende proximal, die des Fühlers aber distal haben, als centralen Fortsatz der Sinneszelle. Die normalen lösen sich nach der Peripherie zu in die Muskelendplatten auf, die von den Sinneszellen ausgehenden nach dem Innern zu. Wenn das richtig, dann haben wir hier gewissermaßen eine motorische Sinneszelle, eine Reflexvorrichtung

Fig. 68.



Motorische Sinneszellen aus dem peripherischen Ende des Ommatophorenretractors von *Helix pomatia*. *a* noch unverzweigter proximaler Fortsatz der motorischen Sinneszellen. *E* äußere Epithelgrenze. *MF* Muskelfortsatz der motorischen Sinneszelle. *mS* motorische Sinneszelle. *pF* deren distaler Fortsatz. *TM* Tentakelmuskel. Nach Samassa.

einfachster Art, die dem Verhalten im Leben durchaus entspricht. Es mag darauf hingewiesen werden, daß N. Wagner eine ganz ähnliche Verbindung bereits früher aus der Flosse eines Pteropoden, der *Clione borealis*, beschrieben hat, so daß es nicht an einer Parallele fehlt.

Von histologischem Interesse ist noch der Hinweis, daß Retzius' Untersuchungen baumförmig verzweigte Muskelfaserenden nachwiesen; die Äste dringen zwischen das Epithel ein.

Übersicht.

Wie mir scheint, gelingt es einigermaßen, so viel auch an der einzelnen Durcharbeitung noch fehlt, von den verschiedenen Qualitäten der Hautsinneswahrnehmungen und ihren histologischen Grundlagen nunmehr eine leidliche Vorstellung zu gewinnen, wenn auch das Bild noch an einigen Stellen lückenhaft und hypothetisch bleibt.

Eine Landlungenschnecke hat eigentlich nur zwei Stellen, welche derbere Berührung mit Fremdkörpern nicht scheuen und daher zur Entwicklung des Drucksinnes prädestiniert erscheinen, die Sohle und das Innere des Mundes; die Sohle drückt sich gegen den Boden, die Mundwände gegen die Nahrung. Alle übrigen Hautstellen meiden intensivere Berührung. Bei den Wasserschnecken wird durch das dichtere Medium jede Berührung abgeschwächt, daher sie das Bestreichen fester Gegenstände mit der Fühlergeißel weit weniger scheuen, während andererseits die Differenzierung weniger scharf ist, biologisch und histologisch; denn alle schärfere histologische Unterscheidung konnte bisher nur bei den Landschnecken gewonnen werden.

So fallen denn alle übrigen Hautstellen in erster Linie in das Gebiet der chemischen Sinne, Geruch und Geschmack, die nirgends ganz zu fehlen scheinen, auch an der Sohle nicht. Bei den Wasserschnecken sind sie abermals weniger geschieden als bei den Landformen, denn die vordere Fußfläche ist noch der Geschmackswahrnehmung fähig. Bei den terrestrischen laufen die Untersuchungen von Nagel, Yung, mir u. a. doch immer schärfer darauf hinaus, daß der Geschmack sich in die nähere Umgebung des Mundes und in diesen selbst zurückzieht, während die übrige Haut durch gasförmige Substanzen beeinflußt wird. Diese Geruchsempfindung steigert sich in den Sinneskalotten der Fühler und in den Osphradien.

Die histologischen Elemente für die verschiedenen Wahrnehmungen dürften sein:

1) die freien baumförmigen Nervenendigungen innerhalb des Epithels für das Getast. Sie scheinen nur in der Sohle noch von subepithelialen Sinneszellen auszugehen, wenn ich Retzius' Befund richtig deute.
2) die Sinneszellen mit freiem Haare über der Oberfläche, Stachelzellen, Pinselzellen u. dergl. dienen dem Geruch,

3) die Polypenzellen, d. h. Sinneszellen, deren Sinneshaare unter einer für Flüssigkeiten durchlässigen Cuticula enden, vermitteln den Geschmack.

Die Ausbildung der centralen Verbindungen läßt noch alle Übergänge verfolgen von der unmittelbaren Verknüpfung mit den peripherischen Organen, Muskel und Drüse, wie sie für die Einzelligen, besonders die Infusorien, sowie für die Cölenteraten charakteristisch ist, bis zu der Komplikation, welche zwischen die verschiedenen Organe und ihre Funktion ein Centralorgan einschaltet.

Die Entwicklungsstufen zeigen sich einmal in dem Zustande der Organdifferenzierung, die in den Lippenfühlern und Osphradien auf embryonaler Bildung beharren kann (s. o.); sie kommen bei differenzierten Organen zum Ausdruck in den wechselnden Verbindungen, welche die centralen Fortsätze der Nervenendigungen eingehen. Hier dürften zu unterscheiden sein:

1. Unmittelbare Beziehung zwischen Geruch und Muskulatur, in den Tentakeln der Stylommatophoren;

2. Unmittelbare Beziehung zwischen Getast oder Drucksinn und Drüsensecretion, in der Fußdrüse und der Vagina, d. h. da, wo schärfere Berührung Schleim erheischt zur Abschwächung der unmittelbaren Berührung und zur Schonung der freien Sinneshaare;

3. Unmittelbare Beziehung zwischen Getast und chemischen Sinneszellen, da, wo das subepitheliale Fasernetz der intraepithelialen Nervenendigungen die Anhäufungen von Sinneszellen korbartig umspinnt. Die Bedeutung dieser Verbindung ist wohl am schwersten verständlich. Sollen etwa die Sinneszellen zum schützenden Zurücklegen der freien Sinneshaare veranlaßt werden?

4. Durchflechtung der proximalen Sinnesfaserverzweigungen mit solchen, die aus tieferen Lagen stammen, in ganz verschiedenem Niveau, wie es sich aus dem Fühlerganglion und seinen Verzweigungen ergibt, bald in der Peripherie dieses Ganglions, bald mit den Endausbreitungen tiefer gelegener Ganglienzellen, bald, wie es scheint, erst im Centralorgan, sei es in den Central-, sei es in den Buccalganglien. Der große Wechsel in allen diesen Beziehungen entspricht wohl dem Zustand der Unsicherheit, in welchem die Physiologie der Hautsinneswerkzeuge der Schnecken sich befindet.

Schließlich wird das einigermaßen deutliche Bild noch wieder getrübt durch das postpalliale Sinnesbläschen von *Gigantomilax* und den Janelliden. Denn hier scheinen im abgeschlossenen Organ noch die typischen Sinneszellen zu herrschen, die wir sonst für die chemischen Wahrnehmungen in Anspruch nehmen dürfen. Handelt es sich um ein Organ, das früher dem Geruch diente, und das jetzt noch weitergeführt wird, nachdem wuchernde Haut die Sinnesleiste in ein abgeschlossenes Bläschen verlegt hatte? Das erscheint beinahe undenkbar, da sich keine

Spuren von Verfall und Rückbildung zeigen. Und die Tatsache führt wohl, sofern nicht genauere Untersuchungen noch Abänderungen in den Nervenenden zeigen sollten, mit Notwendigkeit zu dem Schluß, daß die Verteilung der Sinnesqualitäten auf die dreierlei verschiedenen Endigungen nicht korrekt sein kann, zum mindesten nicht in der Schärfe, welche bei jeder Endigung die anderen Qualitäten völlig ausschließen will. Und so scheint es beinahe, daß zwar die Teilung angebahnt, aber noch nicht durchgeführt ist, daß vielmehr der verschwommene Zustand der Physiologie bis zu gewissem Grade seine Begründung hat in dem Mangel stofflicher Unterschiede der verschiedenen Endigungen, die doch alle mehr oder weniger auf die letzten, durch dieselben Reagentien nachzuweisenden Fibrillen hinauslaufen. Doch da berühren wir wieder ein allgemeines, noch nicht geklärtes Kapitel von den Wirbellosen schlechthin. Wer sich experimentell von der noch unentwirrbaren Feinheit der Reaktionen überzeugen will, der hauche einem der maximalen bunten oberitalienischen *Limax* leicht über den Rücken und bemühe sich, den ganzen Umfang der Wirkungen, die durch die geringe Veränderung in der Zusammensetzung, Feuchtigkeit, Bewegung und Wärme der Luft ausgelöst werden, und die sich in lebhaften Pulsationen der gekielten Runzeln, in deren völliger Abflachung und Farbenveränderung kundgeben, durch den Pinsel festzuhalten, und er wird die Schwierigkeit der Analyse erkennen.

Das Ohr oder die Statocyste (XII, 10).

Bis jetzt fehlen alle physiologisch-biologischen Untersuchungen über die sogen. Ohrblase. Die alte Angabe von Adolf Schmidt, daß ein Kanal bei *Clausilia* noch den Zusammenhang mit der Außenwelt vermittle, hat sich mehr als eine Ahnung erwiesen für den ontogenetischen Hergang beim Gastropod oder für das definitive Verhalten altertümlicher Lamellibranchien, wie *Nucula*. Die Blase ist abgeschlossen und liegt stets an der Vorderfläche der Pedalganglien als der Teil einer Kugel, von welcher oben durch die vorgewölbten Nervenknoten ein entsprechendes Stück herausgeschnitten oder abgeplattet wurde. Nun existieren zwar trotz des selbstverständlichen Satzes, daß die Schnecken stumm seien, allerlei Angaben von Stimmäußerungen, aber sie laufen fast alle auf den beim gewaltsamen Schluß des Pneumostoms durch die ausgepreßte, den Schleim durchsetzende Atemluft zufällig erzeugten Ton hinaus oder auf das beim Vorbeistreichen der Schale an einem harten Gegenstand, etwa einer Baumrinde entstehende Geräusch. Es fehlt noch an jeder Andeutung, daß die Lautäußerung absichtlich hervorgerufen wird, daß sie zur gegenseitigen Verständigung der Tiere dient und daß das „Ohr“ für den Schall empfänglich sei. Ebenso fehlt es aber auch auf der anderen Seite an jedem experimentellen Nachweis von Beziehungen zur Gleichgewichtslage und zum Muskeltonus. Der beste Anhalt, den wir für die Beurteilung finden,

liegt wohl in der kürzlich erschienenen Arbeit von Tschachotin über die Statocyste der Heteropoden*). Hier wird nicht nur der Nachweis geführt, daß der Muskeltonus unter ihrer Kontrolle steht, sondern daß von jedem Gleichgewichtsorgan Verbindungen statthaben durch das Cerebralganglion nach dem Fußganglion, und nicht nur nach dem derselben Körperseite, sondern auch dem der anderen Hälfte. Es wird die Abhängigkeit in der Stellung der Statocysten von dem Wimperschlag der Hörborsten und seinen Phasen verfolgt u. dergl. m. Die Paralleluntersuchung für die Pulmonaten steht noch aus und wird sicherlich durch die verschiedensten Momente erschwert, durch die Undurchsichtigkeit der Haut die Kleinheit der Statocyste und die Menge der Hörsteine in erster Linie. So müssen wir uns auf die Andeutungen beschränken und die große Verschiedenheit in der Lebensweise beider Gastropodengruppen im Auge behalten, die zu einem näheren Vergleich zunächst nicht einladen kann.

Fig. 69.

Statocyste von *Janella*. *bi* Bindegewebe. *biK* Bindegewebskern. *n nervus acusticus*. *nK* Kern einer Nervenfaser. *ot* Otoconien. Nach Plate.

Es scheint eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Funktion und der absoluten Größe des Organs zu bestehen. Wenigstens betont Leidig, daß bei kleinen Formen die Kapsel relativ viel größer ist als bei großen, bei denen sie umgekehrt sehr klein wird.

In der Auskleidung der Kapsel scheinen mehr Differenzen vorzukommen, als der gleichmäßige Umriß erwarten läßt; doch fehlt es noch sehr an genügender Durcharbeitung. Die übrigen Verhältnisse sind einfach. Der Nerv wurde früher, da leicht Hörsteine in ihn eindringen, für einen hohlen Kanal gehalten. Gröbere Gewebselemente, Pigment- und Schleimzellen, ziehen sich aus der Umgebung des Bläschens zurück, das somit nur von zartem Bindegewebe und wenigen Muskelfasern umschlossen wird. Leidig zeigt, wie sie bei *Helix obvoluta* dicht über die Blase hinwegziehen und sie in gleichmäßiger Spannung erhalten.

Lacaze-Duthiers, der den cerebralen Ursprung des Nerven ent-

*) S. Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XC. 1908. 5 T.

deckte, will das Wimperspiel im Innern deutlich verfolgt haben, aber die Bilder des auskleidenden Epithels, wie er sie zeichnet, dürften zu wenig differenziert sein. Nach Leidig trägt die Wand an den verschiedenen Seiten ein ungleiches Epithel; an der Seite, die dem Nerveneintritt gegenüberliegt, erhöht es sich zu einer Macula acustica, wie bei den Heteropoden. So bei verschiedenen *Helix*-Arten. Während man rings kleine Kerne bemerkt, die nach ihrer Entfernung eher einem Plattenepithel entsprechen, hat die erhöhte Stelle nur wenige, sehr große Kerne mit spindelförmigen Kernkörperchen. Bei *Janella* dagegen sah Plate an einem Glycerinpräparat zweierlei Kerne über die Wand des Bläschens gleichmäßig verteilt (Textfig. 69). Die kleinen sind sehr zahlreich, von den anderen, wahrhaften Riesen, kommen etwa ein Dutzend vor. Es ist wahrscheinlich, daß die letzteren die Sinnesborsten tragen, welche wiederum durch ihre Bewegungen die Steinchen erzittern lassen, entsprechend der Auffassung der Sinneszelle als umgewandelte Wimperzelle.

Die Steinchen sind stets in großer Anzahl vorhanden, also kein Statolith, sondern Otoconien, die man wohl Statoconien nennen sollte. Sie zeigen in Größe, Form und Zahl mancherlei, wenn auch unbedeutende Verschiedenheiten. Bei den Heliciden sind sie mehr oval, bei den Basommatophoren mehr zugespitzt. Kleine Arten, wie *Carychium minimum*, haben auch sehr kleine Steinchen, trotz der relativen Größe der Statocyste. Je kleiner, um so zahlreicher sind sie. Bei *Janella* sind sie sehr klein, zahlreich und vielfach eckig. Bei jungen *Helix* sind sie nach Leidig rundlicher als nachher, haben aber einen spindelförmigen Innenraum oder besser Innenkörper. Der Gedanke, daß es sich um eine Zelle als Grundlage handelt, ist nach der Entwicklungsgeschichte zurückzuweisen. Wohl aber liegt in den Steinchen außer dem kohlensauren Kalk eine organische Grundlage. Es bleibt zu untersuchen, ob sie, wie die der Heteropoden, etwa auch Spuren von Phosphor- und Schwefelsäure und neben dem Calcium noch Magnesium enthalten.

Das Auge.

Alle Pulmonaten haben die beiden Kopfaugen, sofern sie nicht in seltenen Ausnahmefällen, wie bei *Acicula*, durch unterirdischen Aufenthalt wieder zum Schwinden gebracht worden sind. Dazu kommen die merkwürdigen Rückenaugen der Oncidien, die Semper entdeckte.

Das Kopfauge (XIII, 2—9. XIV, 1).

A. Schmidts Einteilung in Basommatophoren und Stylommatophoren ist so fest gegründet, daß kaum eine Ausnahme zu melden ist, wo ein Vertreter der ersteren Gruppe das Sehorgan auf einer Fühlererhöhung oder einer der zweiten an der Basis hätte. Nur unter den Basommatophoren hat es *Otina* noch etwas vorgeschoben (Textfig. 1, VI, S. 89), wohl

als eines der Argumente, daß die Basommatophoren von den Landschnecken abstammen. Bei den Soleoliferen ist die Lage des Auges, wie es scheint, nicht so bestimmt auf der äußeren Seite der Sinneskalotte des Ommatophoren fixiert, wie bei den Lissopoden. Bei diesen liegt es allemal lateral da, wo der Retractor anfaßt und bei der Contraction die erste Furche erzeugt, kurz an der geschütztesten Stelle, die im eingestülpten Fühler am tiefsten liegt.

Typisch ist die Gestalt: der Bulbus ist stets geschlossen — ebenso die Innervierung der Augennerven: der Augennerv kommt, soweit genauer verfolgt, getrennt aus dem Cerebralganglion und verschmilzt nicht mit dem Tentakelnerv, den er begleitet.

Im allgemeinen liegt der Augapfel unmittelbar oder doch nur durch eine kaum nennenswerte Bindegewebsschicht getrennt dem Ectoderm an; nur bei manchen Basommatophoren, namentlich den Limnäen rückt er vom Epithel, das sich zu einem rundlichen Hügel über ihm vorwölbt, weg in tiefere Lagen, wobei aber die ganze vor dem Auge gelegene Partie glashell bleibt und das Licht einläßt.

Abnormitäten kommen vor; so sah ich das Organ bei *Planorbis* von der inneren Basis des Tentakels sich nach der Außenseite verschieben und gleichzeitig ganz an die Oberfläche treten, worin man allerdings ebensogut, im Sinne der Sarasinschen Auffassung (s. o.) einen Rückschlag zur ursprünglichen Stellung unmittelbar neben der Sinneskalotte erblicken mag. Wiegmann sah das Auge bei einer *Helix* verdoppelt u. dergl. m.

Historisches. Die Liste der Forscher, die sich mit dem Pulmonatenauge beschäftigt haben, ist lang genug, da sie mit Swammerdam beginnt. Doch leiden die älteren Autoren zu sehr unter der Absicht, die Bestandteile des Wirbeltierauges finden zu wollen. So scheidet noch Keferstein eine innere und eine äußere Retinaschicht (1094), bis dann Leidig den Nachweis führte, daß Retina und Chorioidea in eine Schicht zusammenfallen. Babuchin erkannte — ein wichtiger Fortschritt — den Bau und die Bedeutung der Stäbchen (1073), und Hensen bestätigte diesen Befund. Ich konnte Einzelheiten hinzufügen, wenn auch meine Methoden noch keineswegs zur histologischen Klarstellung führten. Auch Hilger und Carrière begingen noch Fehler in der Deutung der einzelnen Retinaelemente, die dann etwa gleichzeitig von Miß Henchman (1090) und R. Hesse, welcher das Gastropodenauge seinen großzügigen Studien über die Sehorgane in der Tierreihe eingliederte (1091), klar gestellt wurden. Unabhängig voneinander entdeckten beide die Nebenretina von *Limax*. Im allgemeinen war das Verständnis durch Hesses Arbeiten geklärt; feinere Durcharbeitung und Erweiterung brachten noch die Untersuchungen von Bäcker*)

---

*) R. Bäcker, Zur Kenntnis des Gastropodenauges. Zool. Anz. XXV. 1902 und Arbeiten. Zool. Instit. Wien. XIV.

und Grant Smith, welcher letztere, ohne die Untersuchungen des anderen zu kennen, im allgemeinen zu den gleichen Ergebnissen gelangte*). Er brachte, wie Willem, auch physiologische Resultate. Es versteht sich von selbst, daß die Arbeiten an verwandtem Material, namentlich Prosobranchien, vielfach fördernd eingriffen.

Die genauer geprüften Tiere sind wieder *Helix*, *Limax* und *Arion*, dazu wenigstens *Planorbis*.

Form und allgemeine Zusammensetzung.

Die Gestalt des Bulbus ist im allgemeinen eine Kugel; bei *Planorbis* zieht sie sich nach hinten konisch aus, bei *Limax*, und zwar anscheinend nur bei *L. maximus*, entsteht auf der vorderen ventralen Seite eine Ausbuchtung mit einer akzessorischen oder Nebenretina. Nach Gr. Smith kommen bei derselben Art gelegentlich bruchsackartige Vorwölbungen, doch ohne typischen Bau und Inhalt, an der hinteren Fläche des Augapfels vor.

Der Bulbus ist rings von einer Bindegewebskapsel umschlossen. Man könnte recht wohl, in Anlehnung an die Verhältnisse bei uns, auch das durchsichtige Epithel vor dem Auge, dem es unmittelbar anliegt, mit zum Sehorgan, und zwar zur Cornea, rechnen. Doch geschieht das nirgends und wird auch nicht durch eine bestimmte Grenze gerechtfertigt. Am wenigsten würde eine solche Auffassung dann am Platze sein, wenn sich das Auge, wie bei *Timnaea*, von der Oberfläche zurückzieht und der Raum zwischen dem vorgewölbten Epithel und dem *Bulbus* von durchsichtigem Bindegewebe eingenommen wird.**) Muskeln fehlen vollkommen. Die Bindegewebskapsel wird von einer einzigen Zelllage ausgekleidet, die von vorn nach hinten an Höhe zunimmt. Das vordere Drittel bildet die durchsichtige Cornea, der Rest die pigmentierte Retina, welcher die Stäbchen aufsitzen. Die Nebenretina von *Limax* entbehrt des Pigments. Das Innere des kugeligen Auges wird von der Linse eingenommen. Spärliche Lücken zwischen ihr und den einzelnen Stäbchen werden wohl von einer klaren, bei den histologischen Manipulationen gerinnenden Flüssigkeit ausgefüllt, die man wohl als Glaskörper bezeichnen mag. Er bildet aber keine zusammenhängende, trennende Schicht zwischen Linse und Retina, sowenig als er zwischen Cornea und Linse eindringt. Man kann ihn völlig vernachlässigen. Am Hinterende tritt der Sehnerv ein, ohne Ganglion opticum, das mehrfach fälschlich beschrieben wird.

Wir sehen uns zunächst das Kugelauge an.

---

*) Grant Smith, The eyes of certain pulmonate Gasteropods; with special reference to the neurofibrillae of *Limax maxiums*. Bull. mus. compar. zool. Horvard College XLVIII. 1906.

**) H. Simroth, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVI. 1876.

Die Cornea.

Ihre Zellen sind, wie die der gesamten Ausfüllung, radiär gestellt mit geringen Abweichungen, am Vorderende am kürzesten; ihre kleinen Kerne liegen basal. Die Zellen sind durchsichtig.

Die Retina.

Der Streit, welche von den beiden Zellsorten der Retina, die pigmentierten oder die ungefärbten, oder ob beide nervöser Natur seien, ist jetzt mit aller Bestimmtheit zugunsten der ungefärbten entschieden, mag auch bei anderen Gastropoden in ihnen Pigment vorkommen; sie allein verbinden sich mit den Opticusfasern. Beide Zellarten erreichen dieselbe Höhe, so daß die Stäbchen über ihre gemeinsame Endfläche sich erheben; beide wurzeln mit ihren aufgefransten Basalenden, den Radiculae, nach Art eines gewöhnlichen Epithels in der Bindegewebskapsel; im übrigen verhalten sie sich sehr verschieden.

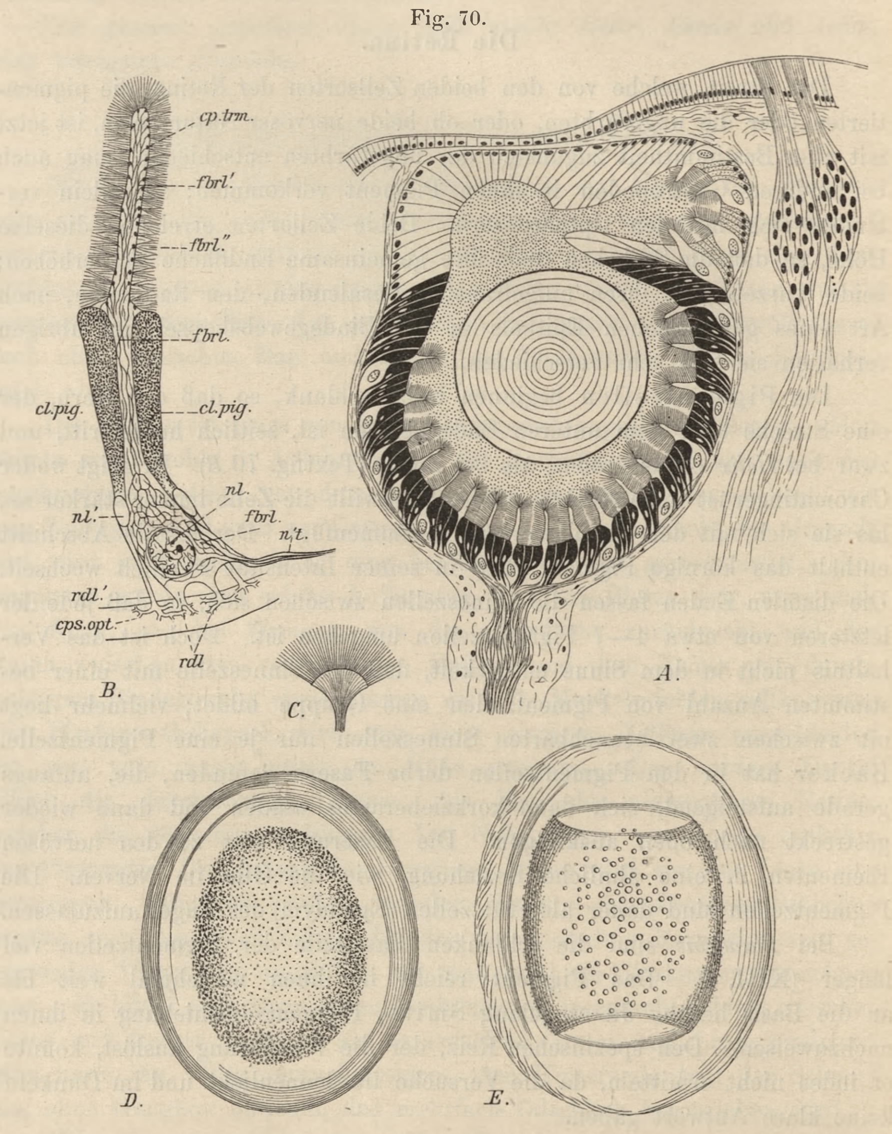
Die Pigmentzellen beginnen basal schlank, so daß der Kern, der eine Strecke über dem unteren Ende gelegen ist, seitlich hervortritt, und zwar bei *Helix* etwas größer, als bei *Limax* (Textfig. 70 *B*). Er zeigt weder Chromatingerüst noch Nucleus. Distal schwillt die Zelle immer stärker an, bis sie sich mit den Nachbarn eng zusammenfügt. Der distale Abschnitt enthält das körnige Pigment, daß in seiner Intensität ziemlich wechselt. Die distalen Enden fassen die Sinneszellen zwischen sich, so daß jede der letzteren von etwa 4—7 Pigmentzellen umgeben ist. Doch ist das Verhältnis nicht in dem Sinne entwickelt, daß die Sinneszelle mit einer bestimmten Anzahl von Pigmentzellen eine Gruppe bildet; vielmehr liegt oft zwischen zwei benachbarten Sinneszellen nur je eine Pigmentzelle. Bäcker hat in den Pigmentzellen derbe Fasern gefunden, die, anfangs gerade aufsteigend, sich dann korkzieherartig winden und dann wieder gestreckt nach oben ausklingen. Die Faserung tritt zu den nervösen Elementen in eine ähnliche Beziehung, wie die Glia im Nerven. Die Pigmentzellen sind daher als Stützzellen (Ependym) des Auges aufzufassen.

Bei *Planorbis* sind die schlanken Basalteile der Pigmentzellen viel länger (XIII, 5). Das Pigment reicht in ihnen manchmal weit bis an die Basis herab. Ja es gelang Smith, Pigmentverschiebung in ihnen nachzuweisen. Den spezifischen Reiz, der die Wanderung auslöst, konnte er indes nicht ermitteln, da die Versuche im Sonnenlicht und im Dunkeln keine klare Antwort gaben.

Die Sinneszellen, die mit plumperen Fortsätzen (Radiculae) in den Bindegewebskapseln wurzeln, wurden namentlich von Gr. Smith genau beschrieben, da ihm die Methylenblaufärbung gelang, zwar nicht vital, aber unmittelbar post mortem, am abgeschnittenen Fühler. Die Zellen sind gestreckt flaschenförmig. An dem oberen Ende, d. h. an der distalen Grenze der Pigmentzellen, erweitern sie sich bei *Limax* etwas, um dann,

wieder ein wenig verlängert, in einen Cylinder auszulaufen, der die Achse des Stäbchens bildet. Er ist umgeben von einem Mantel, welcher an der Spitze radiär, an den Seitenflächen fein quergestreift erscheint. Die Streifen sind nichts anders als die Fibrillenenden, die Stiftchensäume nach

Fig. 70.



A. Querschnitt durch das Auge von *Limax maximus* mit der Nebenretina. *B.* Zellengruppe aus der Retina. *C.* Sehzelle mit Stäbchen von *Helix*. *D.* und *E.* zwei verschiedene Linsen von *Helix pomatia*. *cl.* pig. Pigmentzelle. *cps.* opt. Augenkapsel. *fbrl.* Fibrillen der Sehzellen. *fbrl'.* Fibrillen der Stäbchenachse. *fbrl''.* Fibrillen des Stäbchenmantels. *nl* Nucleus der Sinneszelle. *nl'.* Nucleus der Pigmentzelle. *n't* Neurit der Sinneszelle. *rdl.* Radicula der Sinneszelle. *rdl'.* Radicula der Pigmentzelle. *A* und *C* nach Hesse. *B.* nach Smith. *D.* und *E.* nach Simroth.

Hesse. Jeder beginnt mit einem Knöpfchen oder Basalkörperchen. Bei *Helix* fehlt die Verlängerung der Sehzelle; sie schließt vielmehr mit einer gewölbten Endfläche ab, von der die Streifen radiär ausstrahlen. Sie sind nichts anderes als erstarrte Cilien. Die Nervenfaser oder das Neurit tritt, allmählich verdickt, gegen das untere Ende in die Sinneszelle ein und löst sich um den Kern in ein dichtes Fibrillennetz auf, ohne Scheidung in ein centrales und ein peripheres Körbchen. Weiterhin ziehen die Fibrillen parallel und dicht gedrängt zu den Basalkörperchen des Stiftchensaumes. Die Stäbchen von *Planorbis* nehmen an Höhe eine Mittelstellung ein zwischen denen von *Helix* und *Limax*.

Die Nebenretina von *Limax* zeigt kürzere, sonst aber unveränderte Sinneszellen, höchstens 15 in einem Querschnitt. Die Zwischenzellen, pigmentlos, gleichen mehr den Corneazellen; doch ist die ganze Anordnung viel weniger typisch, geradezu unregelmäßig (Textfig. 70 *A*).

Der Sehnerv.

Die Nervenfasern oder, um modern zu reden, die Neurite, treten in der Retina zu Strängen zusammen, und als solche durchbrechen sie die Bindegewebskapel. Auch weiterhin im Nerven bleiben die Bündel vielfach getrennt; in ihnen ordnen sich die Fasern oft so, daß sie einen Hohlcylinder einschließen.

Die Ausstülpungen der Retina, welche Smith gelegentlich in der Nähe des Nerveneintritts fand (s. o.), enthielten nur die basalen Teile der Retina, also besonders die Nervenschicht ohne das Augeninnere weiter zu beeinflussen.

Die Linse.

Die Linse als Abscheidung der Pigmentzellen füllt den ganzen inneren Hohlraum aus. Wenn auch der Schnitt durch das *Helix*-Auge einen ziemlich unregelmäßigen Hohlraum zeigt, so ist doch die herauspräparierte Linse stets regelmäßig kugelig bei *Planorbis*, elliptisch bei *Helix*, so daß die lange Achse mit der Augenachse zusammenfällt. Das gefärbte Organ ist wohl im Schnittpräparaten immer homogen, anders das herausgenommene, das man in toto untersucht. Durch Diffusion der Reagentien hebt sich das Innere bis zu gewisser Schicht trüb ab in konzentrischer Abgrenzung. Die homogene Außenschicht ist stärker lichtbrechend (Textfig. 70 *D*). Bei *Helix* kommen nun Linsen vor, wo die Innenschicht keineswegs eine zur ganzen konzentrische kleinere Ellipse bildet, vielmehr werden an beiden Enden des Innenkörpers Kugelabschnitte ausgespart, welche das Aussehen der Außenschicht behalten und zu ihr gehören (Textfig. 70 *E*). Bei weiterer Einwirkung von ammoniakalischem Carmin beginnt die Linse allmählich sich aufzulösen, und zwar im Äquator. Die lange Achse hat weit mehr Konsistenz und Widerstandskraft. Hilger will die Erscheinungen lediglich dem Reagens zur Last legen. Aber das scheint mir unmöglich, wenn nicht

die ungleiche Einwirkung durch einen in den verschiedenen Richtungen ungleichen Bau bedingt würde. Ich kam daher zu dem Schlusse, daß sich in der langen Achse am Vorder- und Hinterende je eine sekundäre Linse von stärkerer Lichtbrechung auszubilden im Begriff ist. Die vordere könnte wohl, in nuce, einen Apparat darstellen, der in einem gewissen Abstand von der Retina ein Bild der Außenwelt auf ihr zu entwerfen vermöchte. Dann hätten wir die Anfänge zu einer vervollkommneten Gesichtswahrnehmnng. Auf derlei im Fluß befindliche Umwandlungen sind wir ja bei den Sinnen bereits wiederholt gestoßen, und das *Limax*-Auge stellt doch wohl in toto eine solche dar.

Dieses *Limax*-Auge würde nach Hesse neben und vor der kugligen Linse einen Glaskörper, ein Emplem, enthalten, das den vorderen Raum bis in die Ausstülpung der Nebenretina ausfüllt (Textfig. 70 *A*) Smith fand dagegen in ihr ein Stück der Linse (XIV, 1); andererseits sah er in einem Falle die Retina an einer Stelle direkt an die Bindegewebskapsel stoßen.

Funktion.

Alle die oft wiederholten Experimente bis zu denen von Willem haben die außerordentlich geringe Sehkraft der Pulmonaten ergeben. Es scheint, daß sie von einem kleineren Gegenstande, der dem Auge genähert wird, nichts merken, bevor er das Tentakel berührt. Bäcker kommt daher einfach zu dem Schluß, daß wahrscheinlich auch die des lichtbrechenden Apparates nicht entbehrenden Augen nicht mehr leisten als die Unterscheidung von Hell und Dunkel. Freilich ist dann die Erwerbung der Nebenretina von *Limax maximus*, die in jeder Hinsicht eine Steigerung darstellt, vollkommen unverständlich. Liegt sie auf rein mechanischem Gebiet?

Durchaus unklar bleibt auch die Bedeutung des Pigments. Seine Lage außerhalb und hinter den Stäbchen raubt der üblichen Annahme, daß es mit der Abblendung des Lichtes von den percipierenden Organen zu tun habe, jede Stütze.

Blinde Formen.

Am längsten ist aufgefallen, daß bei der kleinen Caecilianella, die meist unterirdisch lebt, die schwarzen Augenpunkte fehlen. Zuletzt hat L. Adams auf die Reduktion hingewiesen. Indessen fehlt eine nähere Kenntnis dessen, was der reduzierte Bulbus für histologische Elemente enthält. Unter den Bosommatophoren gelten die größten, die großen *Auricula*-Arten, für augenlos. Doch steht auch hier eine nähere Untersuchung noch aus. Über die Weichtiere der meist kleinen Höhlenbewohner sind wir meist so gut wie gar nicht unterrichtet.



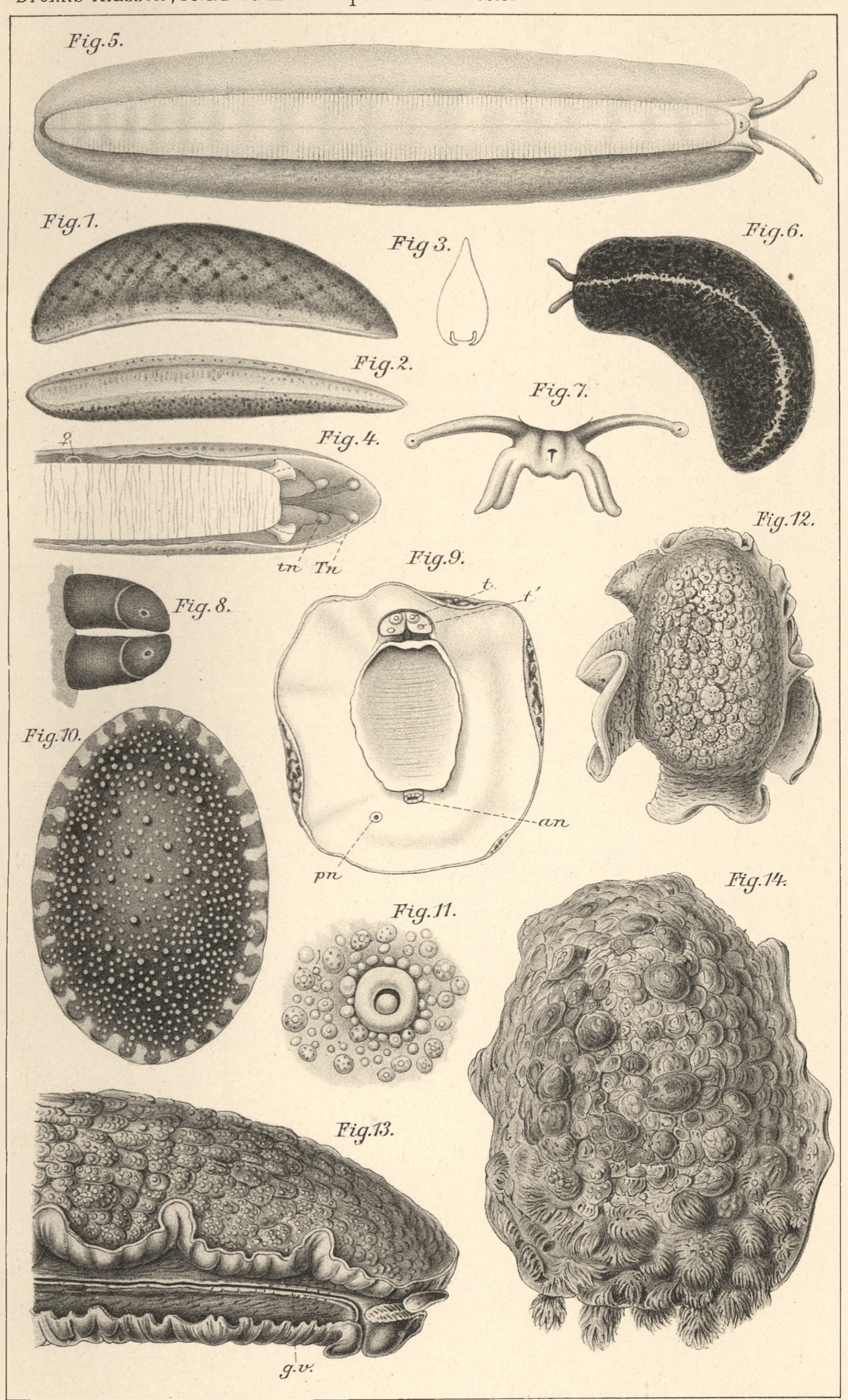
Erklärung von Tafel VII.

Soleolifera: Habitusbilder.

Fig.

1. *Atopos Semperi* Srth., von links.
2. Derselbe, von unten.
3. Querschnittsumriß desselben.
4. *Atopos Sarasini* Coll., von unten. *Tn* obere, *tn* untere Tentakel.
5. *Vaginula*, kriechend, von unten.
6. *Vaginula Leydigi* Srth., von oben. Nach dem Leben.
7. Kopf derselben, von vorn. Nach dem Leben.
8. *Vaginula Hennigi* Srth. Ommatophoren. Nach einem Alkoholexemplar.
9. *Oncis montana* Plate, von unten. *t*, *t'* Tentakel. *an* After. *pn* Lungenöffnung.
10. *Oncidiella marginata* Couthouy, von oben. Vergr. 10 : 1.
11. *Oncidium fungiforme* Stantschinsky. Scheitelpapille und Umgebung, vergr.
12. *Oncidium tonganum* Quoy et Gaim., von oben.
13. Dasselbe. Vorderkörper von rechts. *g. r.* Genitalfurche.
14. *Oncidium Savignyi* Semper, von oben.

Fig. 1—3, 5—8 nach Simroth. 4 nach Collinge. 9 nach Plate. 10 nach von Wissel. 11 nach Stantschinsky. 12—14 nach Semper.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

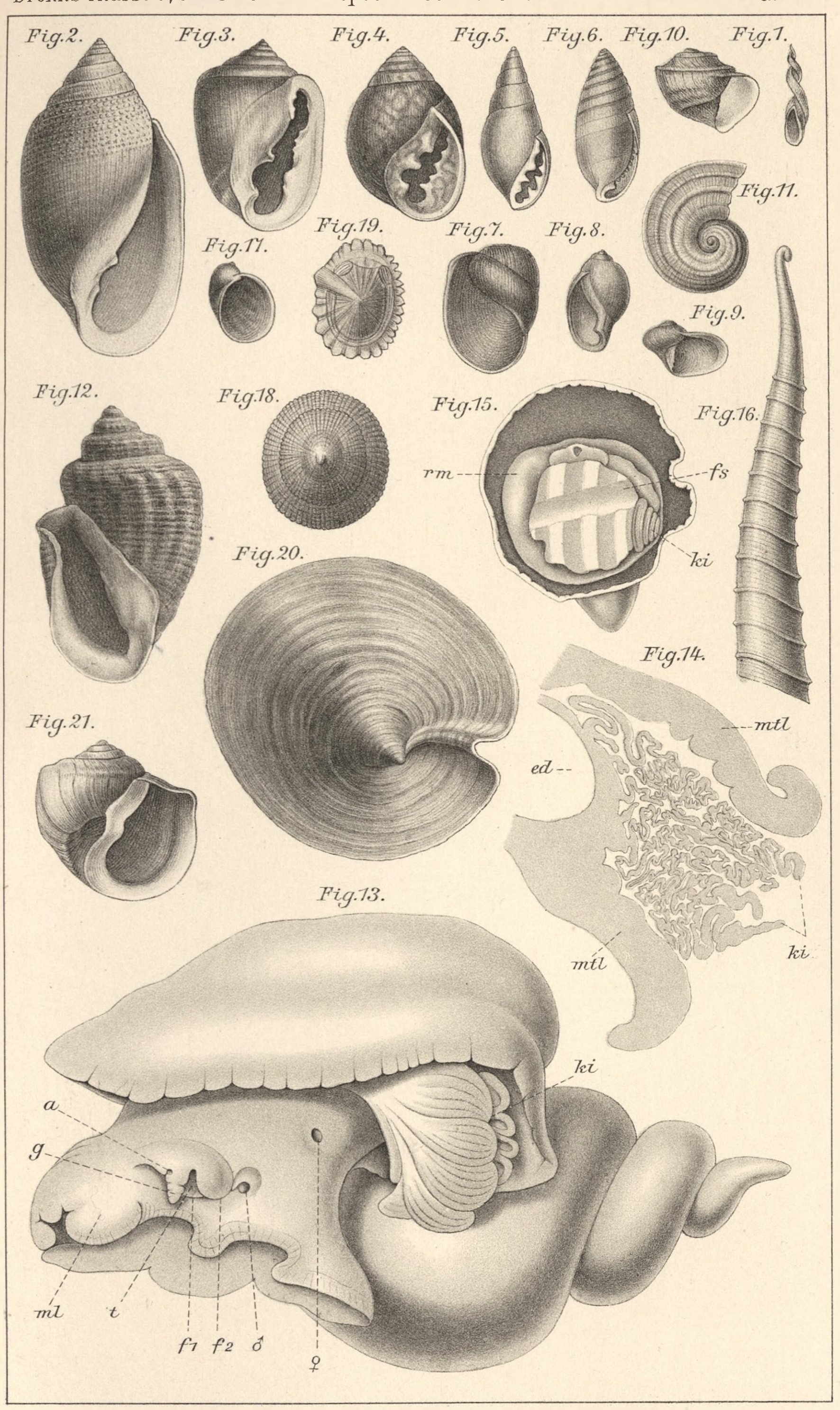
Erklärung von Tafel VIII.

Basommatophora: Schale. Habitusbilder.

Fig.

1. *Camptoceras terebra* Benson.
2. *Auricula midae* Linn.
3. *Cassidula angulifera* Petit.
4. *Scarabus Lessoni* Blainv.
5. *Alexia denticulata* Mont.
6. *Melampus (Tifata) Oliva* Orb.
7. *Physopsis (Ameria) lirata* Tristram.
8. *Physopsis africana* Krauss.
9. *Pompholyx effusa* Lea.
10. *Carinifex Newberryi* Lea.
11. *Carinifex slavonicus* Brus., vergr.
12. *Miratesta celebensis* Sar. Schale.
13. Dieselbe. Der Weichkörper. *ml* Mundlappen. *t* Fühlertasche. f_1 und f_2 die sie bildenden Falten. *g* Fühlergeißel. *a* Auge. *ki* Kieme.
14. Dieselbe. Querschnitt durch die Kieme *ki*. *mt* Mantel. *ed* Enddarm.
15. *Protancylus adhaerens* Sar., von unten, vergr. *fs* Fuß. *ki* Kieme. *rm* rechter Mantelrand.
16. *Orygoceras stenonemus* Brus., vergr.
17. *Otina (Morvillia) zonata* Gould.
18. *Gadinia afra* Gray.
19. *Siphonaria sipho* Sow.
20. *Valenciennesia pelta* Brus. 1/2.
21. *Amphibola nux avellana* Chemn.

Fig. 1—10, 17—19, 21 nach Tryon. 11, 16, 20 nach Brusina. 12—15 nach Sarasin.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel IX.

Epithel und Drüsen.

Fig.

1. Aus der Haut von *Daudebardia rufa.*
2. Hautschnitt von *Amalia marginata.* *a* Epithel. *b* Chromatophoren. *c* Schleimdrüsen. *d* Kalkdrüsen.

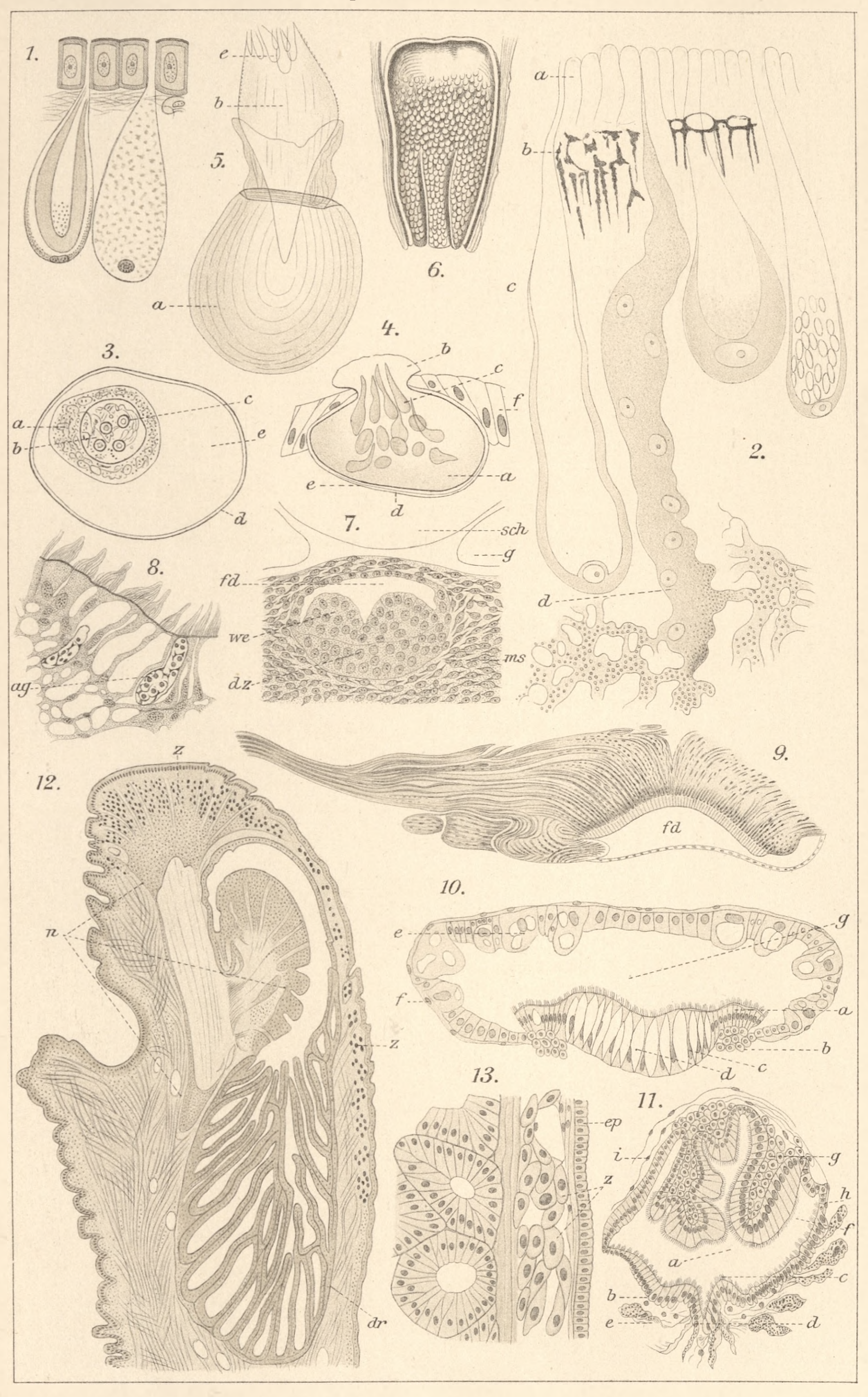
3—5. Phylacite: 3. 4. von *Hyalina cheliella*, 5. von *H. cellaria.*

3. Phylacit, der noch im Phylacoblasten steckt. *a* liefert den Kopf. *b* liefert den Stiel. *c* Birnförmige Blasen, deren Hälse noch nicht gebildet sind. *d* Zellmembran. *e* Vacuole.
4. Phylacit im Augenblick des Ausstoßens. Die Zellwand *e* ist gerissen. *a* Kopf. *b* Stamm. *c* Birnförmige Blase. *d* Vacuole. *f* Hautepithel.
5. Ausgestoßener Phylacit. *a* Kopf. *b* Stiel. *c* Birnförmige Blasen.
6. Schwanzdrüse von *Urocyclus*, längsgeöffnet.

7—11. Fußdrüse.

7. Querschnitt durch die embryonale Fußdrüse von *Agriolimax agrestis.* *fd* Ausführgang. *dz* Drüsenzellen *we* Epithel der Wimperwülste. *ms* Mesoderm.
8. Querschnitt durch einen Wimperwulst der Fußdrüse des erwachsenen *Agriolimax agrestis.* *ag* Drüsenzellen.
9. Die obere Drüsenmasse aus dem Eingang der Fußdrüse von *Atopos.* *fd* Ausführgang.
10. Querschnitt durch den Ausführgang der Fußdrüse von *Vitrina pellucida.* *a* Epithel der Wülste. *b* Runde Zellen, die darunter liegen. *c* Sanduhrförmige Zellen, welche Lücken für die Schleimdrüsenhälse lassen. *d* eine solche Lücke. *e* Epithelzelle mit Vacuolen. *f* Bindegewebslamelle. *g* Lumen des Ausführganges.
11. Querschnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse von *Helix aspersa.* *a* Lumen des Ausführganges. *b* Längsfurche. *c* Längswülste mit Flimmerepithel. *d* Intercellulare Drüsengänge. *e* Drüsenzelle. *f* Epithel der Falten an der Decke, bei dieser Art wimpernd. *g* Runde Zellen, welche die Falten füllen. *h* Seitliches Epithel. *i* Bindegewebsfasern.
12. Längsschnitt durch das untere Tentakel von *Vaginula Hedleyi.* Der Sinneszapfen ist getroffen. *dr* Drüse. *n* Nerv. *z* Große subepitheliale Bindegewebszellen.
13. Querschnitt durch die Drüse von Fig. 12. *dr* Drüse. *ep* Äusseres Epithel. *z* Subepitheliale Bindegewebszellen.

Fig. 1 nach Plate; 2 nach Leydig; 3, 4, 5, 10, 11 nach André; 6, 9, 12, 13 nach Simroth; 7, 8 nach Brock.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel X.

Stylommatophora: Mantel und Schale.

Fig.

1. Stück der *Limax*-Schale bei starker Vergrößerung.
2. Schalenbildendes Epithel von *Limax*. *a* Querschnitt durch den Boden der Mantelhöhle oder das Dach des Atemraums. *b* Querschnitt durch das Epithel des Falzes, der das Periostracum liefert, stärker vergrößert. *ec* Epithel der Schalentasche außerhalb der Schale. *ei* Mantelepithel innerhalb des Falzes, das den Kalk abscheidet. *epc* Epithel des Falzes.
3. Schalenschliffe, *a* von *Zonites algirus*, *b* von *Amphidromus interruptus*. In der mittleren Schicht von *b* liegt das Pigment.
4. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix (Arionta) arbustorum*. *a* Mantelrinne. *b* Polster, Bandelette palléale.
5. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix (Fruticicola) hispida*. *Ep* Epithel. *gl* pal. Bandelette. *s* Mantelrinne. *sc* Vertiefungen in der vorderen Wand der Mantelrinne, in denen die Haare gebildet werden.
6. Querschnitt durch den Mantelrand von *Helix* (*Pentataenia*) *aspersa*. *b. pal.* Bandelette. *Epa* Epithel der vorderen, *Epp* Epithel der hinteren Wand der Mantelrinne. *ggl* Globuligendrüse.
7. Zellen der Bandelette oder des Polsters von *Helix aspersa*.
8. Zelle aus der Globuligendrüse von *Helix aspersa*. *gl* Secretkugeln. *n* Kern. *v* Vacuolen.

Fig. 1 nach Biedermann. 2 nach Deschamps. 3a, 4 nach Nalepa. 3b nach Jacobi. 5, 6, 7, 8 nach Moynier de Villepoix.

Fig. 1.

Fig. 2b. ei, epc, eė

Fig. 2a. epc, epc

Fig. 3a.

Fig. 3b. a, b, c

Fig. 5. s, glpal, sc, sc, ep

Fig. 4. b, a

Fig. 6. bpal, gp, epa, epp, g.gl, co

Fig. 7. ma, ma, n

Fig. 8. gl, n, v, gl, v

C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.



Druck von Metzger & Wittig in Leipzig